

**Zur Sonnenkompaß-Orientierung von Säugetieren:
Untersuchungen an der
Brandmaus *Apodemus agrarius* PALL.**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Wolfhard Lütens
aus Celle.

Göttingen 1966



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544303_0063

**Zur Sonnenkompaß-Orientierung von Säugetieren:
Untersuchungen an der
Brandmaus *Apodemus agrarius* PALL.**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Wolfhard Lüters
aus Celle.

Göttingen 1966

D: 7

Referent: Prof. Dr. G. Hirukow

Korreferent: Prof. Dr. P. Ax

Tag der mündlichen Prüfung: 28.VII 1966



Inhaltsübersicht:

A	<u>Einleitung</u>	S. 3
B	<u>Material und Methode</u>	S. 5
C	<u>Befunde</u>	
	1) Richtungsdrressuren zu nur einer Tages- zeit	S.11
	2) Nachweis der Sonnen-Kompaß-Orientierung	S.13
	3) Orientierungsverhalten in der physiolo- gischen Nacht	S.17
	4) Umstimmung auf einen phasenverschobenen Tag.	S.20
	5) Rück-Umstimmung in den natürlichen Licht-Dunkel-Wechsel	S.23
	II <u>Nebenergebnisse:</u>	
	1) Spontane Dreh-Tendenzen	S.24
	2) Umstimmung auf den Inverstag	S.30
	3) Versuche unter Dauerbedingungen	S.32
D	<u>Erörterung der Befunde</u>	S.34
E	<u>Zusammenfassung</u>	S.37
	Statistische Bearbeitung der Befunde (Tagesperiodische Änderungen der Dreh- Tendenzen)	S.39
	Literaturverzeichnis	S.40
	Abbildungen	

A Einleitung:

Die ersten Hinweise für die Rolle der Sonne als Kompaß bei Tieren (Insekten) erbrachten Arbeiten von SANTSCHI (1911) und von BRUN (1914), die ihre Untersuchungen an Ameisen durchführten. Doch erst die grundlegenden Versuche von K. von FRISCH an Bienen (1950, 1951, 1952) und von G. KRAMER an Vögeln (1950, 1952, 1953) ergaben, daß diese sich mit Hilfe eines Sonnen - K o m p a s s e s zu orientieren vermögen, indem sie auch die tageszeitliche W a n d e r u n g der Sonne v e r r e c h n e n .

Die Sonnen-Kompaß-Orientierung setzt mindestens zwei Grundleistungen voraus: erstens das Vermögen, "Zeit zu messen", wobei eine physiologische oder innere Uhr (vergl. ASCHOFF 1954, 1958, 1960; BÜNNING 1963) eine Information über die Tageszeit vermittelt; zweitens die Fähigkeit, mit Hilfe dieser physiologischen Uhr die tageszeitlichen Azimut-Änderungen der Sonne zu verrechnen.

Zusammenfassende Arbeiten zu diesem Problemkreis finden wir bei PARDI (1957), LINDAUER (1964) und in K. von FRISCH (1965).

Für Wirbeltiere wurde die Fähigkeit zur Sonnen-Kompaß-Orientierung nachgewiesen an Fischen durch HASLER, HORRAL, WISBY, BRAEMER (1958); BRAEMER (1959); HASLER und SCHWASSMANN (1960); SCHWASSMANN und BRAEMER (1961); WINN, SALMON, ROBERTS (1964); GROOT (1965); an Amphibien durch FERGUSON (1963); FERGUSON, LANDRETH u. TURNIPSEED (1965); FERGUSON and LANDRETH (1966); an Reptilien von GOULD (1957); FISCHER (1961, 1964); BIRUKOW, FISCHER u. BÖTTCHER (1963); die zahlreichen Arbeiten über die Orientierung von Vögeln sind zusammengefaßt bei KRAMER (1957), St. PAUL (1958), HOFFMANN (1959, 1960), SCHMIDT-KOENIG (1964).

Ein Nachweis über das Richtungsfinden nach Himmelsmarken unter Verrechnung der tageszeitlichen Azimut -

Änderung der Sonne bei Säugetieren stand bisher aus (vergl. LÜTERS und BIRUKOW 1963), doch liegen verschiedene Untersuchungen über die Größe von Aktionsräumen und über das Heimfindevermögen, besonders von Nagetieren vor: BLAIR (1940a,b; 1941, 1942), BOVET (1960, 1962, 1965a), BOYD (1963), BROADBOOKS (1961), BURT (1940), FISLER (1962), HARRISON (1958), LAYNE (1957), LEHMANN (1956), LINDENLAUB (1955, 1960), RAWSON and HARTLINE (1964), REICHSTEIN (1959, 1960), ROBINSON and FALLS (1965), SCHLEIDT (1951), SEIDEL (1961), STICKEL (1949).

Bis heute ist es jedoch noch fraglich, ob Mäuse, besonders die nächtlich lebenden Arten, den Sonnen-Kompaß beim Heimfinden benutzen oder sich nach anderen, einstweilen noch unbekannten Faktoren richten. BOVET (1965b) hat neuerdings versucht, Mäuse (Apodemus sylvaticus L. und Clethrionomys glareolus SCHREBER) unter Ausschluß aller optischen, akustischen und osmischen Orientierungsmöglichkeiten auf Himmelsrichtungen zu dressieren. GRIFFO (1961) vertritt die Ansicht, daß die nach einer Verfrachtung in unbekanntes Gelände heimkehrenden Mäuse rein zufällig in eine ihnen vertraute Umgebung gelangen und sich an den bekannten Landmarken orientieren.

BOVET (1962, 1965a) zeigte, daß nach einer Verfrachtung aufgelassene Mäuse sich bevorzugt heimwärtsgerichtet orientieren. Nach Befunden von RAWSON and HARTLINE (1964) liefert die bisher geübte Methode des Wiederfangens in Fallen nur unvollkommene Daten über die Leistungsfähigkeit der Mäuse. Mit Hilfe von Kleinsendern ließen sich die Wege der Versuchstiere genauer verfolgen.

Aufgrund dieser Ergebnisse an Kleinsäugetieren erschien es erfolgversprechend, an Mäusen in Laborversuchen zu prüfen, ob auch diese Gruppe der Wirbeltiere zur Sonnen-Kompaß-Orientierung fähig ist. ¹⁾

1) Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof.Dr.G.Birukow danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für die stete Förderung!

B Material und Methode:

Als Versuchsobjekte kamen Nagetiere in Frage, deren natürliches Biotop und Verhalten eine Orientierung nach Himmelsmarken wahrscheinlich machten. Die Tiere sollten in offenem Gelände leben und tagaktiv sein.

Die Waldmaus (Apodemus sylvaticus L.) und die Gelbhalsmaus (Apodemus flavicollis MELCHIOR) gelten als vorwiegend nachtaktiv; einige in Gefangenschaft gehaltene Tiere erwiesen sich wegen ihrer großen Schreckhaftigkeit für die geplanten Dressuren als ungeeignet. Sie wurden niemals wirklich zahm. Versuche mit der Rötelmaus (Clethrionomys glareolus SCHREBER) und mit der Feldmaus (Microtus arvalis PALLAS) führten nach etwa vierwöchiger Dressur auf Kompaß-Richtungen zu Neurosen, die eine Weiterverwendung der Tiere unmöglich machten. Nach den bisherigen Erfahrungen dürften jedoch auch diese beiden Nager (Microtinae) für Orientierungsexperimente geeignet sein.

Die Brandmaus (Apodemus agrarius PALLAS) lebt im freien Felde; die Art ist tagsüber bis in die Nacht hinein oberirdisch aktiv. (Tiere in der Gefangenschaft wurden nachts zwischen 22³⁰ und 3³⁰ Uhr zumeist schlafend in den Nestern angetroffen.)

Die Brandmäuse sammelte ich in der Umgebung Göttingens im Umkreis von bis zu 15 km im Herbst an Strohmieten und in Feldscheunen. Ich fing die Tiere in Drahtgitter-Klappfallen mit einfachen Ködern aus Vollkornbrot-Würfeln und Schnitt- oder Harzkäse. Die Art kommt in Göttingen im Botanischen Garten und wohl überall in geeigneten Biotopen (Ackerfluren) im Leinegraben und in den Seitentälern der Leine vor.

Zwei bis sechs Versuchstiere wurden in Terrarien von etwa 100 x 80 x 50 cm und 60 x 40 x 40 cm gehalten, die mit einer 4-6 cm dicken Schicht aus feuchtem Torfmull und mit Holzwohle ("Nest") versehen waren.

Sie lebten bei künstlicher Beleuchtung im 12:12-Stunden-Tag, der von einer Schaltuhr gesteuert wurde. Zunächst fand der Hell-Dunkel-Wechsel um 6⁰⁰ und um 18⁰⁰ Uhr statt, späterhin aus technischen Gründen um 8⁰⁰ und um 20⁰⁰ Uhr. Die Temperatur im Raum schwankte zwischen 22° und 26° C. Ein Ventilator sorgte in der Licht-Phase für eine bessere Durchlüftung der Terrarien.

Die Mäuse wurden mit verschiedenen Getreidesorten (Weizen, Mais, Hirse u.a.), ölhaltigen Samen (Sonnenblumenkernen, Mohn), Runkel, Mohrrüben, Grünfutter, Insekten (Mehlwürmer, Wanderheuschrecken, Heimchen u.a.) gefüttert. Zur Verbesserung der Gefangenschaftskost gab ich pro Woche zweimal ein Vitaminpräparat ("Multi-bionta" Fa.Merck), das verdünnt zwischen eine Mischung aus groben Haferflocken und Zucker gerührt wurde. Die gehaltenen Mäusearten aßen alle mit Vorliebe "süß".

Die Brandmaus ist auch in frisch gefangenem Zustand recht zutraulich und nimmt nach fünf bis sechs Tagen Gefangenschaft Mehlwürmer von der Pinzette. Innerhalb dieser Zeit lernten die Tiere auch, freiwillig in eine in das Terrarium gehaltene 1/2-Liter-Milchflasche zu laufen, die später zum Transport in den Versuchsraum und in die Arena bzw. zurück in das Terrarium diente. In einem "Nest" verborgene Tiere mußten lediglich in den Ruhephasen manchmal ausgegraben werden, ehe sie in die Flasche schlüpften. Außerhalb der Terrarien bedeutete die Milchflasche stets "Zufluchtsort".

Es wurde immer vermieden, die Mäuse mit der Hand zu ergreifen oder festzuhalten; so liefen sie ohne Furcht auch auf die Hand des Pflegers. Absolute Vertrautheit erwies sich als die wichtigste Voraussetzung für die häufigen Dressuren bei so störungsempfindlichen Tieren - die Versuchstiere pflanzten sich z.B. nicht fort, wohl aber Mäuse, die ich unter sonst gleichen Bedingungen als Vorrat hielt - um das Einzeltier sicher für die Dauer einer Versuchsserie halten zu können.

Die Dressur-Arena (vergl. auch LÜTERS u. BIRUKOW 1963)

wurde in Anlehnung an die Apparatur von HASLER, HORRAL, WISBY und BRAEMER (1958) sowie HASLER (1960b) gebaut. Sie ist in Abb.1 skizziert. Sie bestand aus einer kreisrunden Lauffläche (Lf) von 150 cm Durchmesser, die in 5 cm Höhe über einer Grundplatte (G) von 162 cm Querschnitt auf Holzklötzchen lag; im Raume zwischen diesen beiden Platten befanden sich an der Peripherie 16 Futterkästchen (F) im gleichen Abstand voneinander. Ihre Eingänge ließen sich mittels eines um die Lauffläche drehbaren bandförmigen Ringes nach Bedarf verschließen, bis auf denjenigen, der in der Dressur-Richtung lag.

Die Eingänge (E) zu den Futterkästchen waren für das Versuchstier von der Lauffläche aus unsichtbar und konnten nur durch den Laufgraben (K) erreicht werden, den nach außen der Arena-Rand (Ar) begrenzte. Dieser trug eine Skala von 1 bis 16 entsprechend den Nummern der Eingänge zu den Futterkästchen.

Die Versuchsanordnung stand in einem lichtdurchlässigen Stoffzelt (V), durch das die orientierende Lichtquelle, eine Attralux-Birne von 150 bzw. 300 Watt hindurch schien. Die Mäuse wurden in der Arena-Mitte aus einer besonderen Vorrichtung freigelassen und saßen dann unbehindert im hellen Licht, wo sie vor dem Start meist gründlich Körperpflege betrieben. A.agrarius putzt sich fast immer nach dem Verlassen des Baues, wie Beobachtungen im Terrarium ergaben; so kann man nicht entscheiden, ob es sich hier um ein Putzen im Übersprung handelte. Manche Tiere liefen sofort ab.

Neulinge in der Arena bewegten sich nach der Auflassung ungerichtet suchend und schlüpfen meist in das Futterloch, sobald sie es erreicht hatten. Die darin befindliche Mehlkäfer-Larve wurde schon beim ersten Besuch verzehrt; nach kurzer Zeit (bis zu etwa zwei Minuten) kamen sie wieder hervor, um dann in die inzwischen neben den Eingang gelegte Milchflasche zu gehen, die ebenfalls eine Belohnung enthielt.

Die richtungsdressierten Mäuse dagegen starteten in

der Arena-Mitte mit einem geraden Lauf und hielten Kurs zum Rand des Grabens, ohne eine Korrektur der einmal gewählten Richtung vorzunehmen; einige balancierten manchmal an der oberen Kante des Laufgrabens entlang, bevor sie in diesen hinabglitten.

Entsprach ihre Strecke auf der Lauffläche (Lf) der Dressur-Richtung (relativ zur künstlichen Sonne), so erhielt die Maus eine Belohnung ¹⁾ im Futterkästchen - bei falscher Wahl wurde dieses vor ihr durch ein exzentrisch gelagertes rundes Türchen verschlossen; die Tiere wurden niemals wirklich bestraft, allein die Belohnung blieb aus.

Nach dem Verzehr des Mehlwurmes in oder vor dem Futterkästchen suchten sie selbständig die Milchflasche auf, die der Versuchsleiter in die Arena hielt und wurden so daraus entfernt. Einige Brandmäuse trugen die Belohnung in die Arena-Mitte und aßen sie dort; dieses Verhalten trat spontan auf und entwickelte sich zur Gewohnheit.

Manche Versuchstiere zeigten nach dem Verlassen der Lauffläche (Lf) beim Eintritt in den Graben (K) eine "Seitenstetigkeit", die sich nach einer gewissen Dauer der Dressuren ausprägte. Obwohl sie nur 2 - 5 cm vom Eingang des Futterkästchens entfernt waren, wendeten sie an der Grabenkante z.B. nicht darauf zu, sondern in entgegengesetzter Richtung. Sie umrundeten die ganze Arena und suchten erst dann das Futterloch auf: Der unmittelbare Zusammenhang zwischen richtiger Wahl der Startrichtung bzw. des Zieles am Rande der Lauffläche mit der Belohnung konnte durch einen solchen Umweg gestört werden. Bei einer Hinwendung der Maus zur falschen Seite ertönte nachfolgend ein scharfer Pfiff, der sie umdrehen ließ und so auf den kürzeren Weg zum Futter leitete. Von solchen "Dreh-Tendenzen" wird später noch die Rede sein.

1) Ein Fütterungstest hatte ergeben, daß A. agrarius die 15-fache Gewichtsmenge Mehlwürmer gegenüber diversen Getreidesorten u. Ölfrüchten verzehrte. Alle Futterarten wurden gleichzeitig geboten und ständig ergänzt.

Die Brandmaus benötigte vier bis sechs Wochen bei neun bis zu vierundzwanzig Einzelläufen (zwei bis vier Übungszeiten) täglich, um die Dressuraufgaben sicher zu beherrschen. Weibchen schienen besser zu lernen als Männchen. Für die folgenden Untersuchungen wurden etwa 120 A. agrarius gefangen und bearbeitet; die Hälfte der Tiere schied wegen schlechter Leistungen nach einer drei- bis vierwöchigen Probezeit aus. Ein Drittel starb während der Versuchsserien aus verschiedenen Ursachen, zu- meist jedoch innerhalb der Phasen - Verschiebungen des Licht-Dunkel-Wechsels zum Inverstag.

Die Lauf- und Duftspuren in der Apparatur wurden niemals entfernt; nur in Ausnahmefällen und zu Beginn der Dressuren von unerfahrenen Tieren konnte ich beobachten, daß die Mäuse der Spur eines Artgenossen oder der eigenen folgten. Die olfaktorische Orientierung der Brandmäuse schien keine so hervorragende Rolle zu spielen, wie man es bei einem "Nasentier" erwartet hätte.

Bei den unbelohnten kritischen Wahlen standen alle sechzehn Futterkästchen offen; da die Tiere jetzt darin keine Mehlwürmer vorfanden, suchten sie nach dem ersten vergeblich in einem zweiten, dritten, vierten Loch danach. Das Ausbleiben der Belohnung schien sie sichtlich zu erregen. Weder bei den Dressuren noch bei den Testwahlen benutzte ich ausgesprochene Hungertiere, die stets in hohem Maße nervös sind.

Den Mäusen wurde pro Test nie mehr als vier Einzelwahlen abverlangt. Bei zwei bis drei (vier) Tests am Tage ergaben sich so bis zu zwölf (sechzehn) Wahlen pro Tier. Zwischen den einzelnen Tests verstrichen Pausen von drei bis fünf Stunden und mehr.

Dressuren und Tests auf die natürlichen Kompaß-Richtungen unterblieben, weil einige ständige Geräuschquellen, die die Ergebnisse sicherlich beeinflußt hätten, nicht ausgeschaltet werden konnten. Auch mußte dem Vorwurf begegnet werden, die Versuchstiere hätten sich nach "zusätzlichen" außeroptischen Faktoren orientiert, nicht aber nach dem Stand der künstlichen Sonne. (BOVET 1965b;

FROMME 1961; GERDES 1961, 1962; GROOT 1965; LINDENLAUB 1955, 1960; MERKEL u. FROMME 1958; MERKEL, FROMME u. WILTSCHKO 1964; MERKEL u. WILTSCHKO 1965; NEUHAUS 1949, 1950; PRECHT u. LINDENLAUB 1952; VOGELSBERG u. KRÜGER 1951, 1952;)

Da die akustische Umgebung mehr oder weniger gleich blieb, brauchte auch der Versuchsleiter seinen Platz nicht zu wechseln; er ließ die Mäuse stets von derselben Stelle in die Auflaßvorrichtung in der Arena-Mitte ein und beobachtete die Läufe von einem zweiten erhöhten, ebenfalls festen Standort aus, wo er für die Tiere sichtbar blieb.

Dagegen wurden folgende Positionen ständig geändert: Die Arena wurde im Raum in unregelmäßigen zeitlichen Abständen um ihre Hochachse gedreht. Die "Soll"-Richtung innerhalb der Arena und zur übrigen Umgebung variierte fortwährend - in den Tests nach jedem einzelnen Lauf im vorbestimmten Wechsel. Dementsprechend änderte sich auch die Stellung der künstlichen Sonne je nach der Tageszeit und dem Richtungswinkel, den die Tiere einzuhalten hatten.

Bei exakter Wahl der Dressur-Richtung mußten die Tiere den Sonnenstand berücksichtigen haben; eine Beachtung von anderen Orientierungsmarken innerhalb oder außerhalb der Arena konnte - von Zufallswahlen abgesehen - die Versuchsergebnisse nur verschlechtern.

Mit Hilfe der Skalen-Teilung 1 bis 16 und je einem Zwischenwert am Arena-Rand (32 Sektoren) konnte in den Protokollen notiert werden:

1) die "Soll"-Richtung, 2) der entsprechende Stand der künstlichen Sonne und 3) der Punkt, an dem das Versuchstier den Rand der Laufläche (lf), die Grabenkante erreichte. Diese Daten ergänzten Angaben über Datum und Zeitpunkt des Einzellaufes in 5-Minuten-Intervallen.

C Befunde:

1) Richtungsdressuren zu nur einer Tageszeit.

Zunächst sollte festgestellt werden, ob sich Mäuse überhaupt nach einer künstlichen Sonne richten können. Vier Gruppen von Brandmäusen wurden zu einer bestimmten Tageszeit für jeweils eine halbe Stunde darauf dressiert, das Futterkästchen in folgenden Richtungen zu suchen:

a) von 11⁰⁰ bis 11³⁰ Uhr und b) von 11³⁰ bis 12⁰⁰ Uhr im Winkel von 90° rechts von der Lampe; dies entsprach etwa der Richtung WEST.

c) von 14³⁰ bis 15⁰⁰ Uhr und d) von 15⁰⁰ bis 15³⁰ Uhr im Winkel von 135° rechts von der künstlichen Sonne, also in Nord-Richtung.

In den folgenden Tests standen den Tieren alle 16 Futterkästchen zur Wahl; die Stellung der Lampe und die "Soll"-Richtung wurden, wie oben auf S. 10 erläutert, variiert. Die Resultate sind in Abb. 2 dargestellt: Die Tiere haben in den Tests die jeweiligen Dressur-Richtungen bevorzugt eingehalten; spiegelbildlich zur "Soll"-Richtung orientierten sich außerdem die Mäuse Nr.0 und Nr.2, jedoch schwächer als in der dressurgemäßen, wahrscheinlich verwechselten sie rechts und links.

Eine Orientierung der Versuchstiere nach anderen Marken als der Lichtquelle schien ausgeschlossen; um dieses nochmals zu prüfen, wurden einige Mäuse abwechselnd im selben Test einmal bei orientierender künstlicher Sonne, zum anderen in diffusem Licht geprüft. Der Dressur-Winkel betrug 90° rechts von der Sonne. Für die Herstellung einer diffusen Beleuchtung wurde das umgebende Stoffzelt schräg von unten durch acht gleichmäßig auf dem Umfang verteilte Tischlampen angestrahlt. Die "Soll"-Richtung bestimmte ich hier durch die Verwendung des bandförmigen Ringes, der sonst nur für die Dressuren benutzt wurde; eine kreisrunde Öff-

nung gab den Eingang zu e i n e m der Futterkästchen frei, der dem Versuchstier eine zusätzliche geruchliche Orientierungs - M ö g l i c h k e i t bot.

Wie ein Vergleich der Tests mit den Kontrollen in diffusem Licht ergibt (Abb. 3), waren dieselben Mäuse, die den adressierten Winkel zur künstlichen Sonne gut einhielten, ohne diese richtende Marke desorientiert.

2) Nachweis der Sonnen-Kompaß-Orientierung.

In den folgenden Untersuchungen zur Frage der Sonnen-Kompaß-Orientierung sollten die Brandmäuse zeigen, daß sie sich mit Hilfe der physiologischen Uhr unter Verrechnung der Sonnen - W a n d e r u n g zu orientieren vermögen; hierbei galt die Sonnenazimut-Kurve der Frühjahrs-Tag-Nacht-Gleiche vom 21. März für Göttingen (Kurve II in Abb.4), die aus FISCHER (1961) entnommen wurde.

Prüfte man Mäuse, die einen Richtungswinkel zu nur e i n e r Tageszeit erlernt hatten zu anderen Tageszeiten als den gewohnten, so suchten sie das Kästchen unter dem gleichen Winkel. Sie hatten also die tagesperiodische W a n d e r u n g der "Sonne" nicht berücksichtigt und verhielten sich "winkeltreu".

Eidechsen wählten unter vergleichbaren Bedingungen ebenfalls ohne Ausnahme winkelkonstant (FISCHER 1961). Vögel (Bräufstaube, Star) orientierten sich im Test außerhalb der Dressurzeiten teilweise kompaßgerecht; einige zeigten eine alternative Spaltung der Wahlen im Sinne der richtigen Kompaßrichtung einerseits, im Sinne winkelkonstanter Wahlen andererseits, manche wählten nur winkeltreu (KRAMER u. RIESE 1952; HOFFMANN 1953; SCHMIDT-KOENIG 1958, 1961b).

Fische (BRAEMER 1959, 1960) schwammen unter Verrechnung der Sonnen - W a n d e r u n g in die adressierte Himmelsrichtung, d.h. unter dem tageszeitgemäßen Winkel zur orientierenden Lichtquelle. Nur wenige Fische flüchteten winkelkonstant.

Die winkelkonstanten Wahlen der Brandmäuse könnten durch ein absolutes Unvermögen bedingt sein, aus e i n e r Zeit-Richtungs-Kombination nun über den ganzen Tag hin die gewünschte Himmelsrichtung mit Hilfe der w a n d e r n d e n Sonne einzuhalten, d.h. die tageszeitliche Azimut-Änderung zu kompensieren.

Aber auch eine dressurbedingte Hemmung könnte den "Verrechnungs-Mechanismus" blockiert haben. Weiterhin

bleibt unbeantwortet, ob die Mäuse bei diesen Versuchen die Lampe überhaupt als "Sonne" oder nur als eine beliebige optische **M a r k e** annahmen.

Vier Brandmäuse wurden nun ausschließlich am Vormittag darauf dressiert, ihr Futter in der Richtung **N O R D** zu suchen. Die zwei bis drei Dressur-Zeiten streuten unregelmäßig über die sechs Vormittagsstunden; der Winkel zwischen der Nord-Richtung und dem Stand der künstlichen Sonne entsprach der tageszeitlichen Azimut-Änderung und wurde etwa alle fünf bis zehn Minuten korrigiert. Die Versuchstiere benötigten fünf Wochen bei täglicher Dressur, um diese Aufgabe zu beherrschen.

Die kritischen Wahlen fanden am Vormittag und am Nachmittag statt: Dabei zeigte sich, daß die Tiere die am Vormittag erlernte Sonnenwanderung auch auf den Nachmittag übertrugen und sich im jeweils "richtigen" Winkel orientierten (Abb.5 u. Abb.7a,b,c am Tage). Nach vier und nach dreizehn Test-Tagen wurde die Dressur während drei bzw. zwei Vormittagen aufgefrischt; an diesen Tagen wurden die Tiere nicht geprüft.

Andere Mäuse wurden über die zwölf Stunden der Helligkeit zu beliebigen Zeiten auf die Kompaß-Richtungen **WEST**, **OST**, **SÜD** dressiert. Wie aus Abb.6 und Abb.8 (Tageskurve) hervorgeht, hatten auch sie in den Tests die Azimut-Änderungen der "Sonne" verrechnet und sich kompaßgerecht orientiert.

Demnach müssen Mäuse offenbar ebenso wie Eidechsen nach FISCHER (1961) - und in geringerem Maße auch Vögel KRAMER u. RIESE (1952), SCHMIDT-KOENIG (1961b) im Dressur-Versuch eine gewisse Anzahl von Zeit-Richtungs-Kombinationen bzw. Zeit-Winkel-Kombinationen erfahren, um eine vollständige Sonnen-Wanderung relativ zur Dressur-Richtung kompensieren zu lernen.

Bei Amphipoden (PARDI u. PAPI 1952; PARDI 1960), bei Fischen (BRAEMER 1959, 1960; HASLER 1960; SCHWASSMANN 1960; BRAEMER u. SCHWASSMANN 1963) und bei Vögeln (nach HOFFMANN 1953 ein Star) scheint der Verrechnungsmechanismus zur Kompensation der Sonnenwanderung (scheinbar)

angeboren zu sein; KASPAR--HAUSER-Tiere orientierten sich stets kompaßgerecht.

Bei vielen Tier-Arten muß die richtige Berechnung der scheinbaren Sonnenbewegung erst erlernt werden, wie an sonnenlos aufgezogenen Bienen (LINDAUER 1959), Ameisen (JANDER 1957), Käfern (ERCOLINI u. BANDINI 1962) und an Eidechsen (BIRUKOW, FISCHER, BÖTTCHER 1963) nachgewiesen wurde.

Die Brandmäuse lassen sich in keine dieser Gruppen einfügen - bei allen Versuchstieren handelte es sich um Wildfänge, die die Sonnen - W a n d e r u n g draußen erfahren haben dürften. Trotzdem waren die Mäuse unfähig, im Labor aus e i n e r Zeit-Winkel-Kombination, die sie erlernt hatten, die relative "Soll"-Richtung für andere Tageszeiten als die gewohnten abzuleiten; sie wählten dann stets winkelkonstant. Um die Azimut-Änderungen der künstlichen Sonne kompensieren zu können, mußten sie erst zu verschiedenen Tageszeiten dressiert werden, d.h. mehrere aufeinanderfolgende Zeit-Winkel-Kombinationen kennenlernen. Die Tiere brauchten fünf bis sieben Wochen, bis sie sich kompaßgerecht orientierten, wobei es keinen Unterschied zu machen schien, ob die Dressuren nur über die sechs Stunden des Vormittages oder über die ganze Hell-Phase verteilt waren - im letzteren Falle wurde pro Tag ein- bis zweimal öfter geübt.

Sonnenlos aufgezogene Fische kompensierten vergleichsweise bereits nach 15-minütiger Dressur eine Sonnenbahn von 360° in 24 Stunden (BRAEMER u. SCHWASSMANN 1963).

Aus dem Verhalten der Brandmäuse, aus ihrer Leistungsfähigkeit im Rahmen der bisherigen Fragestellung und aus der zeitlichen Dauer der Dressur bis zu ihrer Festigung muß man schließen, daß die Aufgabe, sich mit Hilfe eines Sonnenkompasses unter Labor-Bedingungen zu orientieren, recht schwer war.

Diese Schwierigkeiten könnten folgende Ursachen haben:

- 1) Die Mäuse betrachteten die Attralux-Birne gar

nicht als "Sonne", sondern als eine stationäre optische Marke, die den Charakter der Sonne erst erhielt, nachdem die Tiere eine Anzahl verschiedener Zeit-Winkel-Kombinationen erlernt hatten.

- 2) Im natürlichen Biotop orientiert sich die Brandmaus nicht mit Hilfe der physiologischen Uhr und dem sich ständig ändernden Sonnenstand. Diese Aufgabe wurde ihr erstmals im Versuch unter künstlichen Bedingungen gestellt, wo sie die scheinbare Sonnenbewegung relativ zu einer biologisch bedeutsamen Soll-Richtung erfuhr und erlernte, während sie von der wahrscheinlich angeborenen Fähigkeit, den Sonnen-Kompaß zu benutzen, im Freiland keinen Gebrauch machte.

3) Orientierungsverhalten in der physiologischen Nacht:

Eine Prüfung der Versuchstiere auf ihre Fähigkeit der Kompaß-Orientierung in ihrer physiologischen Nacht, zu einer Zeit also, in der normalerweise die Sonne niemals sichtbar ist, gilt als Kriterium für die Leistungsfähigkeit ihres Verrechnungsmechanismus und für den Modus dieser Verrechnung.

Nach den bisherigen Befunden gibt es für die Verrechnung der Sonnenbahn zur Nachtzeit zwei Grundtypen:

Für den Amphipoden Talitrus saltator MONTAGU (PARDI 1953/54), den Wasserläufer Velia currens F. (BIRUKOW 1956), den Tenebrioniden Phaleria provincialis FAURE.¹⁾ (PARDI 1957/58), die Wolfspinne Arctosa variana KOCH (TONGIORGI 1959) und die Brieftaube²⁾ (SCHMIDT-KOENIG 1961) wandert die Sonne nachts denselben Weg zurück, den die Tiere in der Tag-Phase beobachtet haben, nämlich von WEST über SÜD nach OST - die Sonne schwingt für sie anscheinend wie ein Pendel, das seine Umkehrpunkte morgens bzw. abends zur Zeit des Licht-Dunkel-Wechsels erreicht.

Die zweite Gruppe ergänzt den Weg der Sonne von 180° in der Tag-Phase um einen weiteren Halbkreis über NORD nach OST und kompensiert so innerhalb 24-Stunden einen Winkel von 360°. In diesem Sinne verrechnen: Bienen (LINDAUER 1954, 1957), Fische (BRAEMER 1959, 1960), Stare³⁾ (HOFFMANN 1959) und Eidechsen (FISCHER 1961).

1) Wolfspinnen der Art Arctosa cinerea einer Population aus Finnland verrechnen eine Sonnenbahn vom "Bienen-Typ" (PAPI and SYRIÄMÄKI 1963).

2) Es liegen die Ergebnisse von zwei Tauben vor, von denen die eine weitgehend desorientiert war; frühere Versuche (SCHMIDT-KOENIG 1958) blieben ohne Erfolg. Eine Test-Serie nördlich des Polar-Kreises unter der Mitternachtssonne mit drei Tauben ergab, daß bei Brieftauben das Einzeltier die Sonnenbahn nachts zweisinnig verrechnen kann, d.h. für den Verrechnungsmechanismus sowohl eine Bahn über SÜD als auch eine solche über NORD voraussetzt. Die Tests erfolgten ohne eine vorherige längere Gewöhnung an die neuen Verhältnisse u. ohne vorherige Dressur unter der Mitternachtssonne (SCHMIDT-KOENIG 1964b).

3) Die Tests erfolgten erst nach Eingewöhnung u. Nachdressing; die nächtliche Sonnenbahn konnte erlernt werden.

Für den Nachweis einer möglichen Sonnen-Kompaß-Orientierung in der Nacht wurden zwei Gruppen von Brandmäusen dressiert; beide lebten im 12:12-Stunden-Tag. Ihre Dressurzeiten streuten unregelmäßig über die ganze Hell-Phase, um spätere winkeltreue Wahlen auszuschalten. Die eine Gruppe war von 6⁰⁰ bis 18⁰⁰ Uhr auf WEST dressiert worden; nachdem die Tiere bei der Prüfung in der Tag-Phase kompaßgerecht wählten, testete ich abwechselnd am Tage und zur Nachtzeit (Abb.8a, b).

Bei den Mäusen der zweiten Gruppe handelt es sich um die Tiere Nr. 1_N, 2_N, 4_N der Abb.7a,b,c, (Siehe Sonnenkompaß!), die nun während der gesamten Hell-Phase dressiert wurden, nach NORD zu laufen; im Gegensatz zur ersten Gruppe erfolgte der Licht-Dunkel-Wechsel hier um 8⁰⁰ bzw. 20⁰⁰ Uhr, also jeweils zwei Stunden später. Sie wurden nun allein in der Nacht geprüft.

Zur Zeit der Tag-Nacht-Gleiche entspricht die Azimut-Kurve der Sonne am Tage derjenigen in der Nacht. Wenn die Mäuse die nächtliche Sonnenwanderung im Uhrzeiger-Sinn verrechneten, so mußten die NORD-Tiere abends um 20⁰⁰ Uhr einen Winkel von 90° rechts von der "Sonne" wählen, nachts um 2⁰⁰ Uhr direkt auf die Lichtquelle zusteuern und morgens um 8⁰⁰ Uhr links von ihr im 90°-Winkel laufen.

Die WEST-Tiere sollten dann am Abend den direkten Weg auf die Lampe wählen, um Null-Uhr stände diese 90° rechts von der Soll-Richtung und morgens 6⁰⁰ Uhr gegenüber im Osten.

Für beide Gruppen mußte zwischen den Tests in der Hell-Phase nachdressiert werden; die folgenden Prüfungen lagen niemals in derselben Tag- bzw. in der nächsten Dunkel-Phase. Die Mäuse wurden pro Nacht zumeist zweimal getestet und absolvierten bis zu vier Läufe zu einer Test-Zeit. Sie wurden bei Dunkel-Rot-Licht aus den Terrarien genommen und erst mit dem Einlaß in die Arena der Helligkeit ausgesetzt.

Wie aus Abb. 7a,b,c und Abb. 8a,b zu ersehen ist, kann die Brandmaus aus der erlernten Azimut-Kurve des

T a g e s die entsprechende für die Nacht "errechnen"; sie kompensiert dabei augenscheinlich eine scheinbare Sonnenwanderung über NORD nach OST, d.h. so wie die Bienen, Fische¹⁾ und Eidechsen.

Bemerkenswert ist die stärkere Streuung der Richtungenwahlen beim Durchgang der "Sonne" durch NORD um Mitternacht; hier ist der einzuhaltende Richtungswinkel für die niemals e r f a h r e n e Sonnenbahn am größten. Die WEST-Tiere (1_W u. 5_W) scheinen rechts und links zu verwechseln, der Fehler gegenüber der "Soll"-Richtung beträgt häufig recht genau 180° .

Die auf NORD dressierten Mäuse hatten gelernt, die Starts in Richtung auf die "Sonne" zu vermeiden; auch sie irrten um "Mitternacht" um einen Winkel bis zu 180° (2_N u. 4_N).

Aus den Protokollen ergibt sich für alle Tiere beider Gruppen, daß die spiegelbildlichen Wahlen meist mit denen in der "Soll"-Richtung wechseln und zwar innerhalb von fünf bis zehn Minuten, d.h. von einem Lauf zum anderen. Ein Verrechnungsmechanismus ähnlich dem von Talitrus saltator, Nelia currens u.a. mußte einen konstanten Fehler von 180° zur Dressur-Richtung ergeben. Die Mäuse scheinen um "Mitternacht" über die "Soll"-Richtung unsicher zu sein.

Vergleicht man den Verlauf der Sonnen-Azimet-Kurven in den Abbildungen 5 bis 8 mit der Lage der Kurvenpunkte für die einzelnen Test-Wahlen, so zeigt sich, daß die Mäuse wahrscheinlich auch die tageszeitlich verschiedenen Azimet-Winkel-Geschwindigkeiten der Sonne mitberücksichtigten und nicht nur 15° pro Stunde verrechneten. Da die Richtungswinkel stark streuen, wäre eine endgültige Entscheidung dieser Frage erst durch Umstimmung auf einen Langtag (vergl. FISCHER 1961) herbeizuführen.

1) BRAEMER u. SCHWASSMANN (1963) zeigen, daß sich Fische unter den Bedingungen am Äquator so verhalten, als erfolge eine Richtungsumkehr der eingerechneten Sonnenbewegung in der Nacht.

4) Umstimmung auf einen phasenverschobenen Tag.

Nachdem die bisherigen Versuche im Labor den Nachweis einer Sonnen-Kompaß-Orientierung für die Brandmaus erbracht hatten, sollte geprüft werden, ob und in wie weit die diesen Verrechnungsmechanismus steuernde physiologische Uhr durch zeitliche Verschiebung des Licht-Dunkel-Wechsels verstellt werden konnte. Die Richtungswahlen der dressierten Tiere mußten sich dann nach dem Verstellen der "inneren Uhr" in voraussagbarer Weise verschieben. Ähnliche Untersuchungen wurden an Nagern bereits bei der Aktivitätsregistrierung durchgeführt (ASCHOFF 1962).

Die Versuchstiere wurden in **einen Tag-Nacht-Wechsel** versetzt, der gegen den ursprünglichen um 12 Stunden verschoben war; die Umstimmung erfolgte über "hell", d.h. am Ende der Hell-Phase wurde diese durch eine weitere von 12 Stunden Dauer verlängert, erst dann wechselte die Phase über in die Dunkelheit.

Eine z.B. auf NORD dressierte Maus sollte um 2⁰⁰ Uhr denselben Winkel zur Lichtquelle einhalten - nämlich 180° - den sie im Normaltag mittags um 14⁰⁰ Uhr gewählt hätte. Abends 20⁰⁰ Uhr, d.h. zu Beginn der neuen Hell-Phase, wäre nun ein Winkel von 90° links von der "Sonne", morgens 8⁰⁰ Uhr ein solcher von 90° rechts davon zu steuern gewesen.

Zunächst schlugen alle Umstimmungsversuche fehl. Die Tiere konnten nicht in einer schallisolierten Kammer untergebracht werden und waren den Geräuschen des Institutsbetriebes und besonders denen von Bauarbeiten innerhalb des Hauses ausgesetzt. Diese Geräuschquellen wirkten von etwa 8⁰⁰ Uhr früh bis gegen 19⁰⁰ Uhr - daher wurden schon früher Beginn und Ende der Hell-Phase auf 8⁰⁰ bzw. 20⁰⁰ Uhr festgelegt, d.h. in Anpassung an die Geräuschzeiten im Institut.

Gegenüber dem um 12 Stunden verschobenen Inverstag blieben Lärm und Ruhe als Zeitgeber in der früheren Phase, sie wirkten jetzt zur Zeit der subjektiven "Nacht". Zahlreiche Tiere gingen innerhalb von drei bis sechs Tagen nach

der Verschiebung des Licht-Dunkel-Wechsels ein, wahrscheinlich lag die Todesursache in einer Belastung durch zwei nicht synchron wirkende Zeitgeber.

Daher wurde eine von einem Elektromotor angetriebene Rassel in der Mäuse-Kammer installiert, die während der Hell-Phase ertönte. Die Tiere waren bereits zu Zeiten der Dressuren, also mindestens acht bis zehn Wochen vor der Umstimmung dem Lärmen der Rassel in der Tag-Phase ausgesetzt; so waren die Geräusche von außen in der Kammer zwar nicht unhörbar, doch infolge des erhöhten Lärmpegels im Raume selbst weit schwächer.

In den nun folgenden Umstimmungsversuchen waren jetzt praktisch zwei Zeitgeber gekoppelt; diese Anordnung wurde auch beibehalten, als der Baulärm innerhalb des Hauses nachließ. Bei einer Inversion traten künftig keine Todesfälle mehr ein.

Zwei Gruppen von A. agrarius wurden in der Hell-Phase unregelmäßig zu verschiedenen Tageszeiten auf NORD oder OST dressiert. Nach Festigung der Dressur verschob ich die oben beschriebenen Zeitgeber über "hell" um 12 Stunden. Der erste Test erfolgte 48 Stunden nach der Umstimmung. Ich prüfte die Tiere dreimal pro Tag-Phase zu beliebiger Zeit, zu der sie jeweils vier Einzelwahlen erlaubten. Die Tests wurden unter den kritischen Bedingungen durchgeführt, wie sie auf S.10 beschrieben sind; es handelte sich ja hier ebenfalls um Kompaß-Wahlen. Die Ergebnisse der ersten Untersuchungen streuten stark, doch mehr als zwei Drittel aller Wahlen wiesen in diejenige Arena-Hälfte, in der die entsprechende "Soll"-Richtung lag.

Viermal 24 Stunden nach der Inversion war die Umstimmung in die neue Phase vollzogen; die Tiere wählten nicht weniger exakt als unter Normal-Bedingungen (Abb.9). Eine zweite Umstimmung vom Normaltag auf den Donnerstag verlief ebenso.

Diese Befunde an der Brandmaus passen gut zu den Ergebnissen von Umstimmungen bei anderen Wirbeltieren im Rahmen der Kompaß-Orientierung, z.B. Fische [BRAEMER 1960; BRAEMER

u. SCHWASSMANN 1962), Eidechsen (FISCHER 1961) und Vögel (HOFFMANN 1954; SCHMIDT-KOENIG 1958, 1961b).

Im Verlauf der Umstimmung von A. agrarius ergaben sich keine Anzeichen dafür, daß die Phasen-Verschiebung der Inneren Uhr "gleitend" erfolgt wäre, wie es die Theorie nach HOLMGREN u. SWENSSON (1953) fordert, und die bei Inversionen während Untersuchungen der Aktivitätsperiodik (ASCHOFF 1962) und bei Orientierungs-Experimenten an Staren (HOFFMANN 1954) auch bestätigt wurde. FISCHER (1961) fand bei der Umstimmung von Eidechsen ebenfalls keinen g l e i t e n d e n Übergang von einer Phasenlage zur anderen. Worauf diese Unterschiede beruhen, ist noch unbekannt.

48 Stunden nach der Phasen-Verschiebung um 12 Stunden konnten die Mäuse grundsätzlich die adressierte Kompaß-Richtung gemäß den neuen Bedingungen einhalten; in den beiden folgenden Perioden wurde lediglich die Streuung geringer, die Wahlrichtungen konzentrierten sich stärker auf die "Soll"-Richtung.

5) Rück-Umstimmung in den natürlichen Licht-Dunkel-Wechsel:

Nach einer Auffrischung der Dressuren unter Inverstags-Bedingungen wurden die Versuchstiere in den normalen Tag-Nacht-Wechsel r ü c k - umgestimmt; die Mäuse NI und NII lebten fünf bzw. acht Tage lang im phasenverschobenen Rhythmus, die Tiere Nr. OI, OII, OIII und NIV wurden acht bzw. fünfzehn Tagen im Inverstag gehalten, bis sie über eine verlängerte Hell-Phase in die Normal-Bedingungen versetzt wurden. (Abb.10)

Der erste Test, 24 Stunden nach der R ü c k - Umstimmung zeigte, daß sich die Mäuse schon weitgehend den geänderten Bedingungen angepaßt hatten. Die Rückumstimmung in den Normaltag verlief also erheblich schneller als die Inversion und war nach 48 Stunden vollzogen.

Ähnliche Ergebnisse erhielt FISCHER (1961) bei entsprechenden Versuchen an Eidechsen.

Nach ASCHOFF (1958) verläuft gegenüber der Inversion der Prozeß der Rück-Umstimmung allgemein schneller; diese kürzere Zeit der Anpassung könnte dadurch bedingt sein, daß einige rhythmische Prozesse in der ursprünglichen Phasenlage verharren konnten, weil sie u.U. von anderen Zeitgebern als dem Licht-Dunkel-Wechsel gesteuert werden - sie sollen die Rück-Umstimmung beschleunigen.

II Nebenergebnisse: Spontane Dreh-Tendenzen.

Bei den vorstehend beschriebenen Versuchen zur Kompaß-Orientierung der Brandmaus in der kreisförmigen Arena zeigte sich häufig folgendes Verhalten (Vergl. auch S. 81):

Eine Maus, die z.B. zwei Zentimeter links neben dem Eingang des Futterkästchens in den Laufgraben glitt, wendete nach links, also weg von der Futterquelle, die sie auch geruchlich hätte orten können und fand das Futterloch erst nach einer Umrundung der ganzen Lauffläche. Andere Tiere wendeten bevorzugt nach rechts. Diese Erscheinung ist unter dem Begriff S e i t e n s t e t i g - k e i t bekannt (LUDWIG 1932; BIERENS DE HAAN 1939; HERTER 1949; VOGELSBERG u. KRÜGER 1952;).

Dieses Verhalten der Mäuse mußte bei den Richtungs-Dressuren beachtet werden, da der Umweg den Zusammenhang **zwischen** dem richtigen Kurs und dem Erhalt der Belohnung stören und so den Dressur-Erfolg in Frage stellen konnte. Es schien dabei, als wäre die Seitenstetigkeit zu den verschiedenen Tageszeiten ungleich stark ausgeprägt.

Durch diese Beobachtungen angeregt, protokollierte ich den Dreh-Sinn (Wendung nach links oder nach rechts) der Brandmäuse beim Eintritt in den Laufgraben. Es zeigte sich, daß ein Einzeltier vormittags rechts und links in einem anderen Verhältnis als am Nachmittag bevorzugte. Dieses Verhalten konnte aber dennoch durch die Richtungs-Dressuren und die Eigenart der Arena bedingt gewesen sein. Daher prüfte ich die Brandmäuse in einer T-förmigen Anordnung (Abb. 11). Ein "Graben" (A) mit 6,5cm breiter Sohle (20mm Novopan) mündete auf einen solchen von 10cm Schlenbreite, der nach beiden Seiten einen Weg von 65 cm erlaubte. Die 25 cm hohen Seitenwände (Hartfaser-Platte) lehnten unter einem Winkel von 60° an Hilsträgern aus Flacheisen. An seinen Enden schloß der Graben mit senkrechten Flächen; ein Schlupfloch führte nach außen in eine auf einem Gestell liegende Milchflasche.

Ein in die Vorrichtung (K) eingesetztes Versuchstier lief im Graben (A) bis an die rechtwinklige Gabelung und

wendete nach links oder rechts. Nach weiteren vier Zentimetern Weg löste es in jedem Falle einen elektrischen Tritt-Kontakt aus, der eine rote oder grüne Kontroll-Lampe aufleuchten ließ. Das Versuchstier eilte weiter zum Schlupfloch und in die dort anschließende Milchflasche. War versehentlich keine Flasche vorhanden, so warteten die erfahrenen Tiere vor dem Schlupfloch, bis sie von außen angelegt wurde.

Die T-Anordnung war oben mit einer Stoff-Gaze überspannt, die die Sicht für die Mäuse einschränkte und ein Herausspringen verhinderte. Die Anlage wurde tagsüber durch eine mattierte 60-Watt-Birne beleuchtet, deren Fassung 40 cm über der Grabensohle an einem Ausleger in der Symmetrie-Achse befestigt war. In der Nacht diente eine rote OSRAM-Dunkelkammer-Birne (4563 NdA Imp.) zur Kontrolle der Tiere beim Einsetzen und beim Start. Die Anordnung war drehbar gelagert und wurde vor jedem Test mit einer Libelle auf ihre horizontale Lage quer zur Symmetrie-Achse geprüft und nötigenfalls ausgerichtet.

Die Tiere waren also innerhalb der Versuchsanordnung keinen "äußeren" Reizen ausgesetzt, die sie hätten bestimmen können, an der rechtwinkligen Gabelung nun die eine oder andere Seite zu bevorzugen.

Der Versuchsleiter stand stets "hinter" der Anlage am Fuße des "T" in etwa 50 cm Entfernung.

Die Versuchstiere lebten im 12:12-Stunden-Tag, der Licht-Dunkel-Wechsel erfolgte um 8⁰⁰ bzw. 20⁰⁰ Uhr; in der Hell-Phase klapperte die vorstehend erwähnte Rassel.

Die Bewohner eines Terrariums bildeten jeweils eine Versuchs-Gruppe; innerhalb einer Stunde konnten bis zu drei Gruppen, d.h. etwa 11 bis 12 Tiere geprüft werden. Stets befand sich nur eine einzige Maus im Laufgraben.

Wenn alle Tiere einer Gruppe nacheinander das "T" einmal in der einen oder anderen Richtung passiert hatten, so drehte ich die Anordnung um 90° im Uhrzeigersinn. Bei fünf Einzelläufen pro Tier mußte sich also eine Position der T-Konstruktion im Raume innerhalb eines Tests wiederholen.

Diese Wiederholung ergab sich beim nächsten Test für die um 90° im Uhrzeigersinn versetzte nächste Stellung. Die Reihenfolge der Tiere einer Gruppe war zufallsbestimmt. Nach Beendigung der ersten Serie wurde die Reihenfolge der Tiere im Versuch geändert; um zu verhindern, daß Sympathie oder Antipathie zum Vorgänger die Richtung der Drehung bestimmte, d.h. die Seitenwahl beeinflusste, lief jede Maus fünfmal unmittelbar nacheinander, wobei auch hier nach jedem einzelnen Lauf die Anlage um 90° im Uhrzeigersinn gedreht wurde.

Getestet wurde alle vier Stunden, um 7^{00} , 11^{00} , 15^{00} , 19^{00} , 23^{00} , 3^{00} Uhr innerhalb 60 Minuten. Während der ersten Prüfungen im Normaltag und im Inverstag wurden die Mäuse innerhalb eines Licht-Dunkel-Wechsels nur einmal um 7^{00} Uhr in den Versuch genommen, späterhin prüfte ich zu dieser Zeit zweimal, d.h. zu Beginn und am Ende einer Periode, um den Kurvenverlauf zwischen 3^{00} und 7^{00} Uhr besser sichern zu können.

(In den folgenden Abbildungen ist der 7^{00} -Uhr-Wert der ersten Versuchsreihen daher nur e i n m a l bei Test-Beginn aufgetragen, der Kurvenverlauf zwischen 3 und 7 Uhr wurde unter Benutzung desselben Wertes nur angedeutet.)

Mit Rücksicht auf das Ruhebedürfnis der Mäuse konnte nicht oft an zusammenhängenden Tagen über 24 Stunden getestet werden; Auskunft über die Folge der Versuchstage und die verschiedenen Serien gibt die Übersicht S. 27.

Die erste Versuchsserie wurde nach sieben einzelnen Test-Tagen (Gruppe A und Gruppe B) bzw. vier Tagen (Gruppe C) abgeschlossen. Für jede Tageszeit ergaben sich pro Maus 7×5 bzw. 4×5 Läufe in der T-Anordnung, die sich auf die möglichen Rechts- und Links-Wendungen verteilten. In der graphischen Darstellung Abb. 12 sind auf der Abzisse die Tageszeiten abgetragen, zu denen die Maus B III geprüft wurde. Die Ordinate zeigt die Anzahl der Links-Wendungen (oben) und die der Rechts-Wendungen (unten) an, und zwar die Summe der Werte zu jeweils einer Tageszeit, gezählt an sieben Versuchstagen.

Wie aus der Darstellung ersichtlich wird, verteilen sich die 35 Läufe unterschiedlich innerhalb 24 Stunden auf die

Tabelle 1

Tagesperiodische Änderungen von Dreh-Tendenzen,
Verteilung der Test-Tage innerhalb der Serien:

NORMALTAG:

30./31.III	1965	
2./ 3.IV		Gruppe A:
9./10.IV		AI, AIII, AIV
10./11.IV		
12./13.IV		Gruppe B:
13./14.IV	Gruppe C:	BI, BII, BIII
15./16.IV	NI, NII, SI, SII	
	1965	

INVERSTAG:

26./27.IV	1965	
7./ 8. V		Gruppe B:
10./11. V		BI, BII, BIII, AII
13./14. V	Gruppe O:	Gruppe C:
18./19. V	OI, OII, OIII,	NI, NII, SI, SII
24./25. V	$\bar{S}_1$	
27./28. V	1965	

NORMALTAG II:

3./ 4.VI	1965	
7./ 8.VI		Gruppe B:
12./13.VI		BI, BII, BIII, AII
15./16.VI		Gruppe C:
18./19.VI		NI, NII, $\bar{S}_1$, SII
28./29.VI		Gruppe O:
2./ 3.VII	1965	OI, OII, OIII

DAUERDUNKEL:

13./14.VII	1965	
18./19.VII		
21./22.VII		Gruppe C:
26./27.VII		NI, NII, $\bar{S}_1$, SII
28./29.VII		Gruppe O:
2./ 3.VIII		OI, OII, OIII
10./11.VIII		
12./13.VIII	1965	

Rechts- und Links-Wendungen. Während vormittags zwischen 11⁰⁰ und 12⁰⁰ Uhr von den 35 Werten nur wenige oberhalb der Null-Linie liegen, die Anzahl der Linksläufe zu dieser Zeit also gering ist gegenüber ~~denen~~ nach der Gegenseite, so wächst in den folgenden Tagesstunden die Anzahl der Links-Wendungen stetig bis zum Test zwischen drei und vier Uhr morgens, wo ein Maximum erreicht wird; danach fällt sie bis 11⁰⁰ Uhr wieder ab. Einem Minimum in den Links-Wendungen entspricht ein Maximum für die Wendungen nach rechts und umgekehrt.

Demnach verändert sich die Seiten - B e v o r z u g u n g offenbar tageszeitlich; hierbei bleibt es unwesentlich, ob eine Maus im Verlauf einer 24-stündigen Testreihe nun absolut häufiger nach der einen oder anderen Seite gewendet hat oder nicht, bemerkenswert ist allein die tageszeitliche Ä n d e r u n g des Grades einer Seitenbevorzugung.

Gelegentlich traten auch Fälle extremer Seitenstetigkeit auf, z.B. bei den Mäusen A I und A III, die ich aus dem Experiment nehmen mußte, da sie im Verlauf der Versuche infolge Selbstdressur begannen, zu allen Tageszeiten nach rechts bzw. nach links zu wenden.

In derselben Weise wie bei der Brandmaus B III (Abb.12) wurden die Ergebnisse der Tests an den übrigen Versuchstieren ausgewertet. Abweichend von der Abb. 12 ist jedoch in den folgenden Abbildungen allein die Anzahl der Links-Wendungen (zusammengefaßte Daten mehrerer Tage) in Abhängigkeit von der Tageszeit aufgezeichnet; die Skala der Ordinate ist hier logarithmisch aufgeteilt (halblogarithmisches Papier) .

Ordnet man Kurven, deren Minⁱma und Maxima in der Phaselage übereinstimmen, so erhält man zwei Scharen von Kurven: Abb. 13 zeigt nebeneinander die Ergebnisse von sechs (A) bzw. fünf (B) Tieren, die unter den gleichen Bedingungen geprüft wurden. Die linke Gruppe (A) ist gekennzeichnet durch ein Minimum der Anzahl der Links-Läufe in der Hell-Phase, zumeist am Vormittag in der Zeit um 11 Uhr. Ein Maximum findet sich etwa um 3 Uhr früh in der Dunkel-Phase.

Die zweite **Kurvenschar (B)** erreicht dagegen ihr Maximum bereits in der Hell-Phase zwischen 11 und 15 Uhr, die tiefsten Werte liegen um etwa 3 Uhr in der Nacht.

Man muß hier also zwei Typen des Verhaltens unterscheiden: Bei dem einen wird der Höchstwert der Links-Tendenz in der Dunkel-Phase (A), bei dem anderen in der Tag-Phase (B) erreicht, die Minima liegen entsprechend. Die zeitliche Differenz vergleichbarer Kurvenpunkte beider Gruppen beträgt recht genau 12 Stunden.

In der gleichen Phase des 12:12-stündigen Tages ist demnach bei manchen Mäusen die Links-Tendenz am stärksten, bei anderen umgekehrt die Rechts-Tendenz.

Die Kurven fallen bzw. steigen allgemein stetig zwischen den Extremwerten; auch zeigt sich keine Reaktion im Verhalten der Tiere auf den Licht-Dunkel-Wechsel.

Bei den Mäusen N I in (A) und N II, S II in (B) handelt es sich um solche, die zuvor auf Kompaß-Richtungen dressiert worden waren. Sie fügen sich in die jeweilige Gruppe ein; die übrigen Mäuse waren nicht dressiert.

N I und N II hatten beide gelernt, mit Hilfe der künstlichen Sonne eine scheinbare Nordrichtung zu wählen, bei den tageszeitlichen Dreh-Tendenzen verhielten sie sich jedoch antagonistisch.

Die Versuchsanordnung und das Testverfahren schließen es aus, daß die Mäuse durch irgendeinen tagesperiodischen Richtungsgeber beeinflusst wurden oder sich tagesperiodisch unterschiedlich nach Raummarken richteten. Der Steuerungsmechanismus der Dreh-Tendenzen müßte demnach endogen, jedoch vom Licht-Dunkel-Wechsel beeinflussbar sein.

2) Umstimmung auf den Inverstag:

Um zu prüfen, ob der Tagesrhythmus der Dreh-Tendenz vom Licht-Dunkel-Wechsel (und vom akustischen Zeitgeber, der Rassel) abhängt, wurden die Versuchstiere in einen um 12 Stunden phasenverschobenen Tag versetzt; die Umstimmung erfolgte über "hell" durch Verlängerung der Tag-Phase am 23./24.IV 1965. Einige Tiere aus den Gruppen A, B und C wurden unter diesen Bedingungen erstmals am 26.IV 1965 getestet; die Gruppe O und das Tier $\bar{S}_1$ prüfte ich erst vom 10.V 65 an.

Über den Verlauf der Umstimmung läßt sich nichts aussagen, da die fünf Läufe pro Tier und Tageszeit dazu nicht ausreichen. Leider kann man die Anzahl der Läufe im Einzeltest auch nicht erhöhen, weil dann möglicherweise schnell eine extreme Seitenstetigkeit erworben wird. So wurden auch für den Inverstag die Ergebnisse einer Tageszeit über sieben Tage summiert. Der letzte Test unter inversen Bedingungen fand am 25./26.V 1965 statt.

Verglichen mit den Normaltags-Kurven prägte sich der Tagesrhythmus der Dreh-Tendenzen unter den neuen Bedingungen weniger deutlich aus. Die Kurven aus den Inverstags-Bedingungen verlaufen im allgemeinen flacher (Abb.14 - Abb.15). Die Maxima und Minima entsprechen jedoch meist der Phasenverschiebung um 12 Stunden; ihre Lage in der Hell- bzw. Dunkelphase blieb erhalten. Ausnahmen hiervon machen lediglich die Tiere $\bar{S}$ II und B III der Abb.15c, die offenbar noch nicht umgestimmt waren.

Am 29.V 65 wurden die Brandmäuse wieder in den Normaltag zurückgeführt, fünf Tage später begann eine zweite Serie der Untersuchung des Dreh-Sinnes unter Normalbedingungen. Im Unterschied zu den vorhergegangenen Tests prüfte ich nun siebenmal innerhalb 25 Stunden, d.h. die Prüfung zwischen 7 und 8 Uhr erfolgte zu Beginn und am Ende eines Test-Zyklus. Für die Mäuse in Abb.15a,b,c bedeutete dieser Test eine Wiederholung desjenigen vor dem Aufenthalt im Inverstag. Wir können also das Verhalten dieser Tiere

vor der Umstimmung mit jenem nach der Rück-Umstimmung vergleichen: beide Kurven verlaufen annähernd parallel; die Tendenz-Änderungen sind für die jeweiligen Tageszeiten ebenfalls gleich und entsprechen im ganzen denen vor Inverstags-Bedingungen. Nur das Tier S II der Abb.15c erreicht seinen Höchstwert für "links" jetzt 8 Stunden eher gegenüber dem Test vor der Umstimmung.

Die Mäuse der Abb.14a und 14b mußten als "Ersatz in den Versuch genommen werden für solche Tiere, die infolge extremer Seitenstetigkeit oder Tod ausgefallen waren ; sie wurden nach der Rück-Umstimmung erstmals unter normalen Bedingungen geprüft.

Von zwei Ausnahmen (S II und B III der Abb.15c) abgesehen, zeigt sich also bei zehn Versuchstieren, daß der Tagesrhythmus der Dreh-Tendenzen von äußeren Zeitgebern (Licht-Dunkel-Wechsel, Lärm-Ruhe-Wechsel) gesteuert wird.

3) Versuche unter Dauer-Bedingungen:

Der Tagesrhythmus der Dreh-Tendenzen könnte auf einem endogenen, annähernd 24-stündigem Rhythmus beruhen, der durch den Lichtzeitgeber (u.U. auch durch den akustischen Zeitgeber in Form der Rassel) synchronisiert wird; um diese Annahme zu prüfen, brachte ich die Mäuse für einen Monat in einer schall-isolierten (nicht schall-dichten) Kammer unter, wo sie bei Rotlicht und konstanter Temperatur von $24 \pm 1^{\circ}$ C. vom 13.VII bis zum 13.VIII 65 blieben. Die Zeiten, zu denen die Tiere versorgt wurden, streuten über den ganzen Tag und wurden protokolliert. Ich vermied so, Zeit-Marken zu setzen.

Nach neun Tagen unter Dauer-Bedingungen prüfte ich die Mäuse erstmals in der T-Anordnung - ebenfalls bei Rotlicht. Sie wurden in einem licht-dichten Behälter, in welchem die Milchflaschen in Fächern standen, in den Arbeitsraum transportiert. Die Tests fanden wie bei den vorangegangenen Versuchen um 7, 11, 15, 19, 23, 3 und wiederum 7⁰⁰ Uhr statt. Eine exakte Verteilung der Prüfzeiten erschien notwendig, um die Ergebnisse gleicher Tageszeiten summieren zu können. Leider ist so jede Aussage über Perioden-Längen oder darüber, ob und in wieweit die charakteristischen Kurvenpunkte drifteten, unmöglich. Die Brandmäuse wurden innerhalb der fraglichen Zeit während achtmal 24 Stunden getestet.

Wie Abb.16a,b zeigt, lassen sich die Kurven aus dem Normaltag mit denen aus den Dauerdunkel-Versuchen kaum vergleichen. Die Mäuse N II und $\bar{S}_1$ der Abb.16a scheinen ihren Rhythmus vom Normaltag zu behaupten, die niedrigsten Werte liegen zu Zeiten der früheren Dunkel-Phasen. Das Tier A II könnte eine Umkehr der Lage der Extremwerte vorgenommen haben. Die Tiere O I, N I, O III lassen keine Periodik erkennen. Würde man dagegen den Verlauf der Kurve der Maus O II über zwei Kurvenpunkte glätten, so erhielte man annähernd die des Normaltages.

Diese Befunde reichen noch nicht aus, um zu entscheiden, ob der tageszeitliche Rhythmus der Dreh-Tendenzen auf **einem** endogenen, "circadianen" Rhythmus beruht, der unabhängig von

"Zeitgebern" auch unter konstanten Umgebungsbedingungen weiterläuft. Einer genaueren Analyse stehen noch verschiedene methodische Schwierigkeiten entgegen, darunter auch die bei der Brandmaus notwendige Summierung der Daten über mehrere Tage. Über eine etwaige Mitbeteiligung lunarer Rhythmen läßt sich ebenfalls nichts aussagen.

D Erörterung der Befunde:

1. In der vorliegenden Arbeit gelang erstmalig der Nachweis der Sonnen-Kompaß-Orientierung bei einem Säugetier. Diese Orientierungsweise ist in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere und Wirbellosen weit verbreitet; unter den Wirbeltieren verfügen nach den bisherigen Untersuchungen über einen Sonnen-Kompaß: Vögel nach KRAMER (1950, 1952, 1957), KRAMER u. RIESE (1952), KRAMER u. SAINT PAUL (1950); Reptilien nach GOULD (1957), FISCHER (1960, 1961, 1964); Amphibien nach FERGUSON (1963), FERGUSON, LANDRETH and TURNIPSEED (1965) und bei Fischen nach HASLER, HORRAL, WISBY and BRAEMER (1958).

Die Sonnen-Kompaß-Orientierung schließt jedoch andere Orientierungs-Mechanismen nicht aus: Brieftauben, die bei Sonnen-Sicht den Sonnen-Kompaß benutzen, können z.B. auch nachts heimkehren (SAINT PAUL 1962). Ob die Mäuse den Sonnen-Kompaß beim Heimfinden in ihren natürlichen Biotopen benutzen, ist noch unbekannt; bei der vorwiegend tagaktiven Brandmaus erscheint die Anwendung dieses Mechanismus jedoch nicht ausgeschlossen.

In letzter Zeit wird erneut die Orientierungsfähigkeit von Mäusen auf Grund von Empfindungen diskutiert, die nicht durch optische, akustische oder osmische Reize vermittelt werden (BOVET 1960, 1965; vergl. auch NEUHAUS 1949; 1950; VOGELSBERG u. KRÜGER 1951, 1952; LINDENLAUB 1955, 1960;). Solche Faktoren haben in den vorstehenden Versuchen sicherlich keine Rolle gespielt; die Versuchs-Anordnung und die Dressur-Methode ließen keine anderen Orientierungshilfen außer der künstlichen Sonne im Verein mit der "Inneren Uhr" zu.

So zeigten sich alle Kriterien der Sonnen-Kompaß-Orientierung, die bei anderen Wirbeltieren und Wirbellosen bekannt sind; z.B. die Umstimmbarkeit durch Verstellen der inneren Uhr in einen phasenverschobenen Tag. Verglichen mit anderen Wirbeltieren und Wirbellosen scheint jedoch der Sonnen-Kompaß der Brandmaus nicht besonders genau zu sein. Dies zeigte sich in der verhältnismäßig langen Lernzeit, in der

relativen Ungenauigkeit des Richtungshaltens nach der Lichtquelle und in dem Unvermögen, aus einer andressierten Zeit-Winkel-Kombination auch für andere Tageszeiten als die gewohnte die "Soll"-Richtung mit Hilfe der wandernden "Sonne" einzuhalten, d.h. die tageszeitliche Azimutänderung zu kompensieren. Ob und in wie weit dabei die Laboratoriums-Bedingungen verantwortlich waren, bleibt z.Zt. ungeklärt; Beobachtungen im Freiland stehen noch aus.

2. Die Brandmaus verrechnet zur Nachtzeit eine scheinbare Wanderung der Sonne von WEST über NORD nach OST, d.h. im Sinne des Uhrzeigers, ebenso wie die Fische (BRAEMER 1959, 1960), Eidechsen (FISCHER 1961) und unter den Wirbellosen u.a. die Bienen (LINDAUER 1954).

Auch die Säugetiere fügen sich demnach einem der beiden bisher bekannten Typen der Nacht-Orientierung ein; ob andere Säugetiere als die untersuchte Brandmaus zur Nachtzeit auch eine Wanderung der Sonne gegen den Uhrzeiger-Sinn verrechnen können, ist noch unbekannt. Bei Insekten, bei Spinnen und wohl auch bei Vögeln (SCHMIDT-KÖNIG 1964) kommen beide Orientierungsweisen nebeneinander vor, bei letzteren sogar beim selben Individuum.

3. Bei der Umstimmung auf einen phasenverschobenen Tag zeigte sich eine unerwartet starke Bindung der Versuchstiere auch an die tagesperiodischen akustischen Zeitgeber, die bei der Haltung der Tiere leider nicht auszuschließen waren. Wurde die Phase des Licht-Zeitgebers verschoben, während die des akustischen unverändert blieb, so erhöhte sich die Sterblichkeit der Brandmäuse auffallend und die Umstimmung mißlang, weil offenbar die "Entkopplung" der beiden Zeitgeber das Wohlbefinden der Tiere beeinträchtigte. Eine synchronisierte Verschiebung der beiden Zeitgeber trug dagegen offensichtlich zum Erfolg der Umstimmung bei; sie war bereits nach 48 Stunden erkennbar und festigte sich von da an zunehmend. Für die Rück-Umstimmung reichten bereits 24 Stunden aus. Da in allen Umstimmungsversuchen Licht-Zeitgeber und akustischer Zeitgeber zusammenwirkten, läßt sich über die Dauer der rein lichtabhängigen

Umstimmung vorerst nichts aussagen. Nach ASCHOFF (1958, 1962) paßt sich die Aktivitätsperiodik allgemein bei Säugetieren innerhalb 6 - 10 Tagen und bei Nagern speziell in etwa 8 Tagen der neuen Phasenlage an. Die starke Beachtung der akustischen Umwelt und möglicherweise auch der Richtung, aus der der Schall kommt, mahnt erneut zur Vorsicht bei Dressuren ohne Sonnen-Sicht auf Himmelsrichtungen sowie bei Heimfinde-Experimenten.

4. Die erstmalig im Verhalten eines Tieres festgestellten tagesperiodisch verlaufenden Änderungen der Seitenbevorzugung im homogenen Umfeld lassen noch keine zufriedenstellende Deutung zu. Zwar weist das Ergebnis auf eine Abhängigkeit vom Licht-Zeitgeber und vielleicht auch von akustischen Zeitgebern hin, aber es muß einstweilen offenbleiben, ob und wie weit die beobachteten periodischen Änderungen von Ausmaß und Art der Seitenbevorzugung nun Aussagen über die Arbeitsweise eines Orientierungs-Mechanismus zulassen.

Ein Ansatzpunkt für theoretische Deutungsversuche besteht in der Postulierung einer nach Stärke oder auch Richtung tagesperiodisch variierenden Dreh-Erregung, die sich einem zufallsbedingten Rechts-Links-Verhalten überlagert (HASSENSTEIN 1951). Die hypothetische Dreh-Erregung würde die tagesperiodischen Änderungen der Seitenbevorzugung im homogenen Umfeld verständlich machen. Eine mögliche Bedeutung etwa im Rahmen der Theorie der Photo-Menotaxis (BIRUKOW 1954, JANDER 1957, MITTELSTAEDT 1961) oder der Kompaß-Orientierung ist nicht auszuschließen. Eine weiterführende Deutung könnte etwa auf den von BIRUKOW, JANDER und MITTELSTAEDT entwickelten Vorstellungen zum Problem der zentralnervösen Verarbeitung von Dreh-Erregungen fußen. Zur Klärung dieses Fragenkomplexes bedarf es jedoch noch weiterer Versuche.

E Zusammenfassung:

1. In der vorliegenden Untersuchung an der Brandmaus Apodemus agrarius PALL. gelang erstmals der Nachweis der Fähigkeit zur Sonnen-Kompaß-Orientierung bei einem Säugetier. Handzahme Wildfänge wurden im 12:12-Stunden-Tag gehalten und in einer kreisförmigen Arena (Abb.1) auf Kompaß-Richtungen relativ zu einer künstlichen Sonne (Attralux-Birne) dressiert. Die angewandte Methode schloß eine Orientierung nach anderen Marken als der "Sonne" aus, da sich die "Soll"-Richtung gegenüber anderen Raummarken von einem Lauf zum anderen in einer vorausbestimmten Weise änderte. Testwahlen blieben unbelohnt.

2. Nach Dressur zu nur e i n e r Tageszeit wählten die Mäuse stets winkelkonstant; sie waren unfähig, im Labor aus nur einer Zeit-Winkel-Kombination, die sie erlernt hatten, die relative "Soll"-Richtung für andere Tageszeiten als die gewohnte abzuleiten.

Aus beliebig streuenden Richtungs-Dressuren ausschließlich an den 6 Vormittagsstunden konnten die Mäuse die Sonnenwanderung für den Nachmittag errechnen. Sie orientierten sich ebenfalls kompaßgerecht, wenn sie während der 12 Stunden der Hellphase zu unregelmäßig streuenden Zeiten dressiert worden waren. Um sich mit Hilfe des Sonnen-Kompasses orientieren zu können, benötigten die Brandmäuse 4 bis 7 Wochen täglicher Dressur (etwa viermal 6 Einzelläufe).

3. In der Hellphase dressierte Brandmäuse verrechneten in der Nacht für die künstliche Sonne eine scheinbare Wanderung von WEST über NORD nach OST (Bienen-Typ), wie es für andere Wirbeltiere (Eidechsen, Fische) bereits früher nachgewiesen wurde.

4. Bei Umstimmungsversuchen auf einen um 12 Stunden phasenverschobenen Tag zeigte sich ein bemerkenswerter Einfluß der akustischen Zeitgeber, der nicht ausgeschaltet werden konnte. Erst die Einführung eines synchron mit der Hell-Phase laufenden akustischen Zeitgebers ermöglichte

eine Umstimmung, die nach 48 Stunden erkennbar und innerhalb viermal 24 Stunden vollzogen war; die Rück-Umstimmung schien nach 48 Stunden abgeschlossen. Eine Inversion allein durch Phasenverschiebung des Licht-Dunkel-Wechsels steht noch aus.

5. In einer T-förmigen Anordnung wurde eine tageszeitliche Änderung der Seitenbevorzugung in homogener Umgebung nachgewiesen. Die Mäuse ließen sich jeweils zwei Gruppen zuordnen: in der einen war die Anzahl der Links-Wendungen in der Hellphase maximal, in der Dunkelphase minimal - die zweite Gruppe verhielt sich umgekehrt. Die Extremwerte lagen recht genau 12 Stunden auseinander.

6. Gelungene Umstimmungen auf einen Inverstag machen es **wahrscheinlich**, daß die tagesperiodischen Änderungen der Dreh-Tendenz vom Licht-Dunkel-Wechsel u. möglicherweise auch von akustischen Zeitgebern gesteuert werden.

7. Die vergleichsweise langdauernden Dressuren und die geringe Leistungsfähigkeit der Mäuse bei der Sonnen-Kompaß-Orientierung machen einen Gebrauch unter natürlichen Bedingungen wenig wahrscheinlich.

8. Eine Deutung der tagesperiodischen Änderungen von Dreh-Tendenzen, besonders im Rahmen eines möglichen Orientierungsmechanismus, ist zur Zeit noch nicht möglich.

Tagesperiodische Änderungen von Dreh-Tendenzen,
Statistische Bearbeitung der Befunde:

Zur statistischen Beurteilung der Befunde wurde der KOLMOGOROFF-SMIRNOFF-Test benutzt; wegen der gegensinnigen Tendenz des Stichprobenmaterials (Anzahl Links- gegen Anzahl Rechts-Wendungen) wurde die zweiseitige Fragestellung herangezogen. Mit Hilfe dieses Tests konnte geprüft werden, in wie weit die tagesperiodisch unterschiedliche Verteilung der Rechts- und Linkswendungen (vergl. Abb. 12) statistisch wahrscheinlich gemacht wird. Die Benutzung dieses Testverfahrens erfolgt mit dem Vorbehalt, daß die vorliegenden Versuchsdaten im statistischen Sinne keine u n a b h ä n g i g e n Stichproben darstellen, und die statistische Bearbeitung erst "post factum" vorgenommen wurde. Nach KOLMOGOROFF-SMIRNOFF wäre für die zweiseitige Fragestellung ein Grenzwert von $P < 0,05$ zu fordern, um einen statistisch bedeutsamen Unterschied zu sichern.

Tier-Nr.:	Normaltag	Inverstag	Reversion	Dauerdunkel
AI	< 0,05	--	--	--
AII	--	> 0,10	< 0,001	< 0,001
AIV	< 0,005	--	--	--
BI	> 0,10	> 0,10	> 0,10	--
BII	> 0,10	--	--	--
BIII	< 0,001	> 0,10	< 0,001	--
NI	> 0,10	> 0,10	$\leq$ 0,10	> 0,10
NII	> 0,10	> 0,10	> 0,10	< 0,10
$\bar{S}_1$	< 0,05	> 0,10	> 0,10	> 0,10
SII	< 0,05	> 0,10	< 0,05	--
OI	--	> 0,10	< 0,001	> 0,10
OII	--	> 0,10	< 0,001	> 0,10
OIII	--	> 0,10	> 0,10	> 0,10

(Die Zahlen geben die Größe der errechneten P-Werte an.)

Literaturverzeichnis:

- ASCHOFF, J. (1952): Frequenzänderungen der Aktivitätsperiodik bei Mäusen im Dauerlicht und Dauerdunkel. Pflügers Archiv 255, 197-203
- DERS. (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. Naturwiss. 41, 49-56
- DERS. (1955): Tagesperiodik bei Mäusestämmen unter konstanten Umgebungsbedingungen. Pflügers Archiv 262, 51-59
- DERS. (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. Z. Tierpsychol. 15, 1-30
- DERS. (1961): Spontane lokomotorische Aktivität. in Handbuch der Zoologie (KÜENTHAL) Bd.8, 30.Lieferung
- DERS. u. K. HONMA (1959): Art- u. Individualmuster der Aktivität. Z.vergl.Physiol. 42, 338-392
- DERS. u. J. MEYER-LOHMANN (1954): Die 24-Stunden-Periodik von Nagern in natürlichem u. künstlichem Belichtungswechsel. Z. Tierpsychol. 11, 474-484
- DERS. u. R. WEVER (1962): Über Phasenbeziehungen zwischen biologischer Tagesperiodik und Zeitgeberperiodik. Z. vergl. Physiol. 46, 115-128
- BIERENS DE HAAN, J.A. (1937): Labyrinth und Umweg. Ein Kapitel aus der Tierpsychologie. Leiden.
- DERS. u. L. BIJLMER (1939): Verhaltenstendenzen weißer Mäuse in einem Labyrinth. Z. Tierpsychol. 3, 30-37
- BIRUKOW, G. (1954): Photogeomenotaxis bei Geotrupes silvaticus PANZ. und ihre zentralnervöse Koordination. Z. vergl. Physiol. 36, 176-211
- DERS. (1956): Lichtkompaßorientierung beim Wasserläufer Velia currens am Tage u. zur Nachtzeit. 1. Herbst- u. Winterversuche. Z. Tierpsychol. 13, 463-484
- DERS. (1957): Tages- u. jahreszeitliche Orientierungsrhythmik des Wasserläufers Velia currens. Naturwiss. 44, 358-359
- DERS. u. E. BUSCH (1957): Lichtkompaßorientierung beim Wasserläufer Velia currens am Tage u. zur Nachtzeit. 2. Orientierungsrhythmik in verschiedenen Lichtbedingungen. Z. Tierpsychol. 14, 184-203
- DERS. u. E. EMEIS (1957): Zweisinnige Steuerung bei der Orientierungsrhythmik des Wasserläufers. Naturwiss. 44, 474

- BIRUKOW, G., K. FISCHER u. H. BÖTTCHER (1963): Die Sonnenkompaßorientierung der Eidechsen. Symp.Garmisch-Partenkirchen 1962, Ergebn.Biol.26, 216-234
- BLAIR, W.F. (1940): Home ranges and populations of the meadow vole in southern Michigan. J.Wildl.Manag. 4, 149-61
- DERS. (1940b): A study of prairie deer-mouse populations in southern Michigan. Amer.Midl.Nat. 24, 273-305
- DERS. (1941): Some data on the home ranges and general life history of the short-tailed shrew, red-backed vole and woodland jumping mouse in northern Michigan. Amer.Midl.Nat. 25, 681-685
- DERS. (1942): Size of home range and notes on the life history of the woodland deer-mouse and eastern chipmunk in northern Michigan. J. Mammal. 23, 27-36
- BOVET, J. (1960): Experimentelle Untersuchungen über das Heimfindevermögen von Mäusen. Z.Tierpsychol.17, 728-755
- DERS. (1962): Influence d'un effect directionnel sur le retour au gîte des Mulots fauve et sylvestre et du Campagnol roux. Z. Tierpsychol. 19, 472-488
- DERS. (1965): Note sur le retour au gîte du Mulot en Camargue. Z. Tierpsychol. 22, 163-166
- DERS. (1965b): Ein Versuch, wilde Mäuse unter Ausschluß optischer, akustischer u. osmischer Merkmale auf Himmelsrichtungen zu dressieren. Z. Tierpsychol. 22, 839-859
- BOYD, J.M. (1963): Home range and homing experiments with the St. Kilda field mouse. Proc.Zool.Soc.London 140, 1-14
- BRAEMER, W. (1959): Versuche zu der im Richtungsgehen der Fische enthaltenen Zeitschätzung. Verh.Dtsch.Zool.Ges. in Münster 1959, Zool.Anz. 83, Suppl. 276-283 Leipzig 1960
- DERS. (1960): A critical review of the sun-azimuth hypothesis. Cold Spring Harbor Symp.quant.Biol. 25, 413-427
- DERS. u. H.O. SCHWASSMANN (1959): Basic principles of sun-orientation in fishes. Anat.Record 134, 539
- DIES. (1963): Vom Rhythmus der Sonnenorientierung am Äquator (bei Fischen). Ergebn.Biol.26, 182-201
- BROADBOOKS, H.E. (1961): Homing behavior of deer mice and pocket mice. J. Mammal. 42, 416-417
- BROWN, L.E. (1956): Movements of some British small Mammals. J.Animal Ecol. 25, 54-71

- BROWN, L.E. (1962): Home range in small Mammal communities. Surv.Biol.Progr. 4, 131-179
- BRUN, R. (1914): Die Raumorientierung der Ameisen u. das Orientierungsproblem im allgemeinen. Jena.
- BÜNNING, E. (1958): Die physiologische Uhr. Heidelberg 2. Aufl. 1963
- BULLOUGH, W.S. (1948): Diurnal cycles in Mus musculus. Proc.Roy.Soc.London 135, 212-232
- BURT, W.H. (1940): Territorial behavior and populations of some small mammals in southern Michigan. Misc.Publ.Mus.Zool.Univ.Michigan 45, 1-58
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1958): Das Verhalten der Nagetiere. Handbuch der Zoologie (KÜKENTHAL) Bd.8, 12. Lieferung.
- ERCOLINI, A. e G. BANDINI (1961): L'orientamento astronomico di Paedurus rubrothoracicus GOEZE (Coleoptera Staphylinidae). Bollett.di Zoologica 28, fas.II, 421-432
- FERGUSON, D.E. (1960): Movements and behavior of Bufo fowleri in residential areas. Herpetologica 16, 112-114
- DEERS. (1963): A comparative study of homing behavior in three species of anuran amphibians. (A final report submitted to the National Science Foundation) NSF G 19 063
- DEERS. and H.F. LANDRETH (1966): Celestial orientation of Fowler's toad, Bufo fowleri. Behaviour 26, 105-123
- DIES. and M.R. TURNIPSEED (1965): Astronomical orientation of the southern cricked frog, Acris gryllus. Copeia 1, 58-66
- FISCHER, K. (1960): Experimentelle Beeinflussung der inneren Uhr bei der Sonnenkompaßorientierung u. der Laufaktivität von Lacerta viridis. Naturwiss. 47, 287-288
- DEERS. (1961): Untersuchungen zur Sonnenkompaßorientierung u. zur Laufaktivität von Smaragdeidechsen. Z. Tierpsychol. 18, 451-470
- DEERS. (1964): Spontanes Richtungsfinden nach dem Sonnenstand bei Chelonia mydas L. Naturwiss. 51, 203
- FISLER, G.F. (1962): Homing in the California vole, Microtus californicus. Amer.Midl.Nat. 68, 357-368
- FRISCH, K. von (1950): Die Sonne als Kompaß im Leben der Biene. Experientia 6, 210-221

- FRISCH, K. von (1951): Orientierungsvermögen und Sprache der Bienen. Naturwiss. 38, 105-112
- DERS. (1952): Die Richtungsorientierung der Biene. Verh.Dtsch.Zool.Ges. i. Freiburg 1952, Zool.Anz. Suppl. 1953, 58-72
- DERS. (1965): Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Göttingen, Heidelberg.
- GERDES, K. (1962): Richtungstendenzen vom Brutplatz verfrachteter Lachmöven unter Ausschluß visueller Geländeu. Himmelsmarken. Z.wiss.Zool. 166, 351-410
- GOULD, E. (1957): Orientation in Box Turtles, Terrapene c. carolina L. Biol. Bull. 112, 336-348
- GRIFFO, J.V. (1961): A study of homing in the cotton mouse, Peromyscus gossipinus. Amer.Midl.Nat. 65, 257-289
- GROOT, C. (1965): On the orientation of young Sockeye Salmon (Oncorhynchus nerka) during their seaward migration out of lakes. Dissertation, Leiden, Behaviour Suppl.14
- HASELOFF-HOFFMANN (1965): Kleines Lehrbuch der Statistik. 2. Aufl. Berlin 1965
- HASLER, D. (1960): Homing orientation in migrating fishes. Ergebn. Biol. 23, 94-115
- DERS., R.M. HORRAL, W.J. WISBY and J.W. BRAEMER (1958): Sun orientation and homing in fishes. Limnology and Oceanography 3, 353-361
- DERS. and H.O. SCHWASSMANN (1960): Sun orientation of fish at different latitudes. Cold Spring Harbor Symp. of quant. Biol. 25, 429-441
- HASSENSTEIN, B. (1951): Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration. Z. vergl. Physiol. 33, 301-326
- HERAN, H. (1962): Anemotaxis und Fluchtorientierung des Bachläufers Velia caprai TAM! Z.vergl.Physiol.46, 129-149
- HOFFMANN, K. (1953a): Die Einrechnung der Sonnenwanderung bei der Richtungsweisung des sonnenlos aufgezogenen Stares. Naturwiss. 40, 148
- DERS. (1953b): Experimentelle Änderung des Richtungsfindens beim Star durch Beeinflussung der "inneren Uhr". Naturwiss. 40, 608-609
- DERS. (1954): Versuche zu der im Richtungsfinden der Vögel enthaltenen Zeitschätzung. Z.Tierpsychol.11, 453-475

- HOFFMANN, K. (1959): Richtungsorientierung von Staren unter der Mitternachtssonne. Z. vergl. Physiol. 41, 471-480
- JANDER, R. (1957): Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (Formica rufa L.). Z. vergl. Physiol. 40, 162-238
- KRAMER, G. (1950): Orientierte Zugaktivität gekäfigter Singvögel. Naturwiss. 37, 188
- DERS. (1950b): Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren. Naturwiss. 37, 377-378
- DERS. (1952): Experiments on bird orientation. Ibis 94, 265-285
- DERS. (1953a): Die Sonnenorientierung der Vögel. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1952 i. Freiburg, Zool. Anz. Suppl. 16, 72-84
- DERS. (1953b): Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? J. Ornith. 94, 201-219
- DERS. (1957): Experiments on bird-orientation and their interpretation. Ibis 99, 196-227
- DERS. u. E. RIESE (1952): Dressur von Brieftauben im Wahlkäfig. Z. Tierpsychol. 9, 245-251
- DERS. u. U. von ST. PAUL (1950): Stare lassen sich auf Himmelsrichtungen dressieren. Naturwiss. 37, 526-627
- LAYNE, J. N. (1957): Homing behavior of chipmunks in central New York. J. Mammal. 38, 519-520
- LEHMANN, E. von (1956): Heimfindeversuche mit kleinen Nagern. Z. Tierpsychol. 13, 485-491
- LIENERT, G. A. (1962): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Meisenheim/Glan
- LINDAUER, M. (1957): Sonnenorientierung der Fienen unter der Äquatorsonne u. zur Nachtzeit. Naturwiss. 44, 1-6
- DERS. (1962): Kompaßorientierung. Symp. Garmisch-Partenkirchen 1962 "Orientierung der Tiere", Ergebn. Biol. 26, Suppl. Bd., 158-181
- DERS. (1964): Allgemeine Sinnesphysiologie. in Fortschritte der Zoologie 16, 58-140
- LINDENLAUB, E. (1955): Über das Heimfindevermögen von Säugetieren II: Versuche an Mäusen. Z. Tierpsychol. 12, 452-458

LINDENLAUB, E. (1960): Neue Befunde über die Anfangsorientierung von Mäusen. Z. Tierpsychol. 17, 555-578

LUDWIG, W. (1932): Das Rechts-Linksproblem im Tierreich u. beim Menschen. Monographien über die Physiologie der Pflanzen u. der Tiere. Berlin.

LÜTERS, W. u. G. BIRUKOW (1963): Sonnenkompaßorientierung der Brandmaus (*Apodemus agrarius* PALL.).

Naturwiss. 50, 737-738

MERKEL, F.W., H.G. FROMME u. W. WILTSCHKO (1964): Nicht-visuelle Orientierung bei Rotkehlchen.

Die Vogelwarte 22, 168-173

MITTELSTAEDT, H. (1961): Probleme der Kursregelung bei freibeweglichen Tieren. 138-148 in Aufnahme u. Verbreitung von Nachrichten durch Organismen. Hirzel-Verl. Stuttgart.

NEUHAUS, W. (1949): Untersuchungen über die Richtungsorientierung bei Mäusen. Z. Tierpsychol. 6, 236-260

DERS. (1950): Versuche über die Richtungsorientierung mit normalen u. mit blinden Mäusen.

Z. Tierpsychol. 7, 380-402

PAPI, F. (1955): Astronomische Orientierung bei der Wolfspinne *Arctosa perita* LATR. Z. vergl. Physiol. 37, 230-233

DERS. u. J. SYRIÄMÄKI (1963): The sun-orientation of wolf spiders at different latitudes. Arch. Ital. Biol. 101, 59-77

PARDI, L. (1953/54): Esperienze sull'orientamento di *Talitrus saltator* MONTAGU (Crustacea-Amphipoda):

L'orientamento al sole degli individui a ritmo nicti-emerale invertito durante la "loro notte".

Bollett. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino 4, 127-134

DERS. (1957/58): Esperienze sull'orientamento solare di *Phaleria provincialis* FAUV.: il comportamento a luce artificiale durante l'intero ciclo di 24 ore.

Atti. Acad. d. Sci. Torino 92

PRECHT, H. u. E. LINDENLAUB (1954): Über das Heimfindevermögen von Säugetieren I: Versuche an Katzen.

Z. Tierpsychol. 11, 485-494

RAWSON, K.S. and P.H. HARTLINE (1964): Telemetry of homing behavior by the deer mouse, *Peromyscus*. Science 146, 1596

- REICHSTEIN, H. (1959): Populationsstudien an Erdmäusen, Microtus agrestis L. (Markierungsversuche). Zool.Jb. Abt.Syst.Ökol.86, 367-382
- DESS. (1960): Untersuchungen zum Aktionsraum u. zum Revierverhalten der Feldmaus, Microtus arvalis PALL. (Markierungsversuche). Z. Säugetierkd. 25, 150-169
- ROBINSON, W.L. and J.B. FALLS (1965): A study of homing of the meadow mice. Amer.Midl.Nat. 73, 188-224
- ST. PAUL, U. von (1958): Neue experimentelle Ergebnisse über die Fernorientierung der Tiere. Naturwiss.45, 123-125
- SANTSCHI, F. (1911): Le mécanisme d'orientation chez les fourmis. Rev. Suisse Zool. 19, 117-134
- SEIDEL, D.R. (1961): Homing in the eastern chipmunk. J. Mammal. 42, 256-257
- SCHLEIDT, W.M. (1951): Orientierende Versuche über die Heimkehrfähigkeit der Rötelmaus, Evotomys glareolus ruttneri WETTSTEIN. Z. Tierpsychol.8, 132-137
- SCHMIDT, B. (1936): Über die Heimkehrfähigkeit von Waldmäusen. Z.vergl.Physiol. 23, 592-604
- SCHMIDT-KOENIG, K. (1958): Experimentelle Einflußnahme auf die 24-Stunden-Periodik bei Brieftauben u. deren Auswirkung unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens. Z. Tierpsychol. 15, 301-331
- DESS. (1961): Die Sonnenorientierung richtungsdressierter Tauben in ihrer physiologischen Nacht. Naturwiss.48, 110
- DESS. (1964a): Über die Orientierung der Vögel. Experimente u. Probleme. Naturwiss. 51, 423-431
- DESS. (1964b): Sun compass orientation of pigeons upon displacement north of the Arctic Circle. Biol.Bull. 127, 154-158
- SCHWASSMANN, H.O. and W. BRAEMER (1961): The effect of experimentally changed photoperiod on the sun-orientation rhythm of fish. Physiol. Zool. 34, 273-286
- STICKEL, F. (1949): An experiment on Peromyscus homing. Amer.Midl.Nat. 41, 659-664
- TONGIORGI, P. (1959): Effects of the reversal of the rhythm of nycthemeral illumination on astronomical orientation and diurnal activity in Arctosa varians KOCH (Aranea-Lycosidae). Arch.ital.Biol. 97, 251-265

VOGELSBERG, L. u. F. KRÜGER (1951): Versuche über die Richtungsorientierung bei weißen Mäusen u. Ratten.

Z. Tierpsychol. 8, 293-321

DIES. (1952): Zur Frage des Vorkommens von Richtungstendenzen bei Nagetieren. Z. Tierpsychol. 9, 423-433

WINN, H.E., M. SALMON and N. ROBERTS (1964): Sun-compass orientation by parrot fishes.

Z. Tierpsychol. 21, 798-812

ZOLLHAUSER, M. (1958): Versuche über Ruhe- u. Aktivitätsperioden bei verschiedenen Mäusearten.

Z. vergl. Physiol. 40, 642

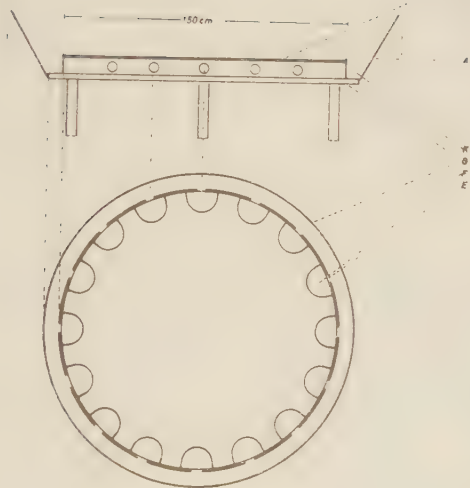


Abb. 1 Schema der Versuchsanordnung für Kompaßmessungen.
(oben: Seitenansicht, unten: Aufsicht)

Ar: Außenrand

G : Grundplatte (162 cm)

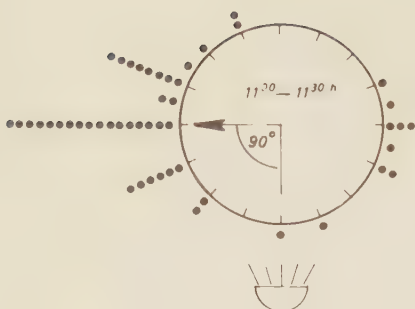
Lf: Lauffläche (150 cm)

V : Stoffzelt

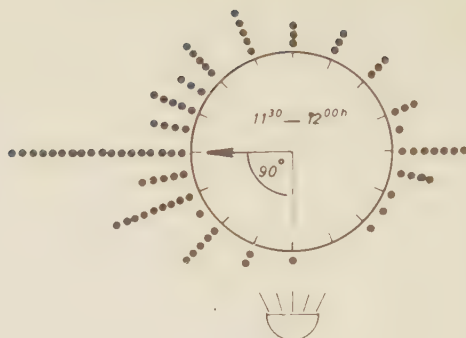
E : Eingang zu den Futterkästchen (F)

K : Laufkorridor, Graben

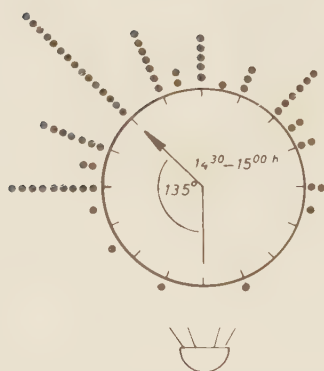
L : Attralux-Birne



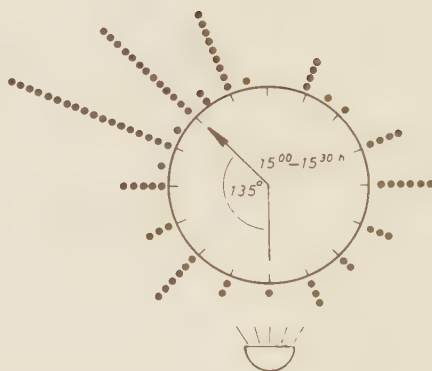
Dressurwinkel 90°
A. agrarius Nr. 0



Dressurwinkel 90°
A. agrarius Nr. 2

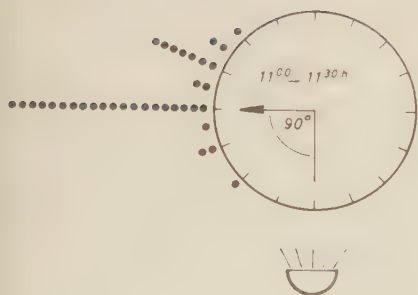


Dressurwinkel 135°
A. agrarius Nr. 3



Dressurwinkel 135°
A. agrarius Nr. 6

Abb. 2 Orientierte Wahlen nach Dressur zu nur einer Tageszeit, jeder Punkt bezeichnet eine Einzelwahl; der Pfeil kennzeichnet die Dressur-Richtung.
oben: Dressur auf einen 90° -Winkel
unten: Dressur auf einen Winkel von 135°

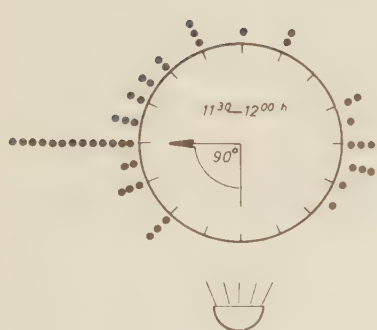


Dressurwinkel 90°

A. agrarius Nr. 10

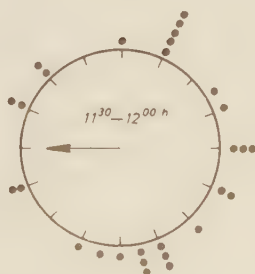


Kontrollversuch



Dressurwinkel 90°

A. agrarius Nr. 1II



Kontrollversuch

Abb.3 Orientierte Wahlen zweier Brandmäuse mit Hilfe der richtenden Lichtquelle (links) wechseln mit ungerichteten Läufen im diffusen Licht (rechts) ab.

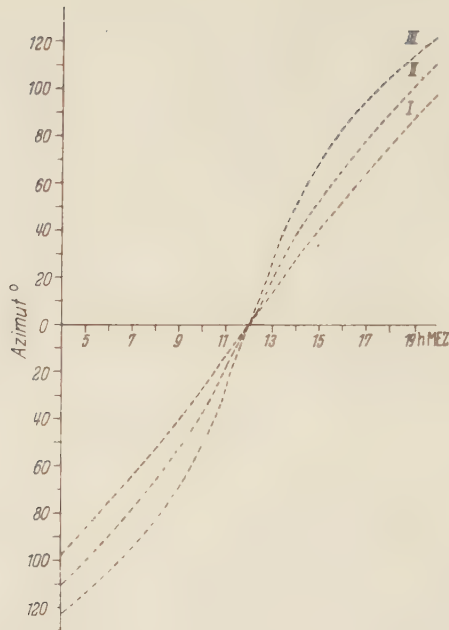


Abb. 2. Sonnenazimutkurven von Göttingen (φ 51,32°) für den 21. 12. (I), 21. 3. (II) und 21. 6. (III)

Abb.4 Die Abbildung zeigt Sonnen-Azimut-Kurven von Göttingen; sie wurde entnommen aus FISCHER (1961). Auf der Abszisse sind die jeweiligen Tageszeiten abgetragen, die Ordinate gibt die verschiedenen Azimut-Winkel des Tages an. Für die Untersuchungen im 12:12-Stunden-Tag wurde die Kurve II benutzt, sie gilt für die Tag-Nacht-Gleiche vom 21. März.

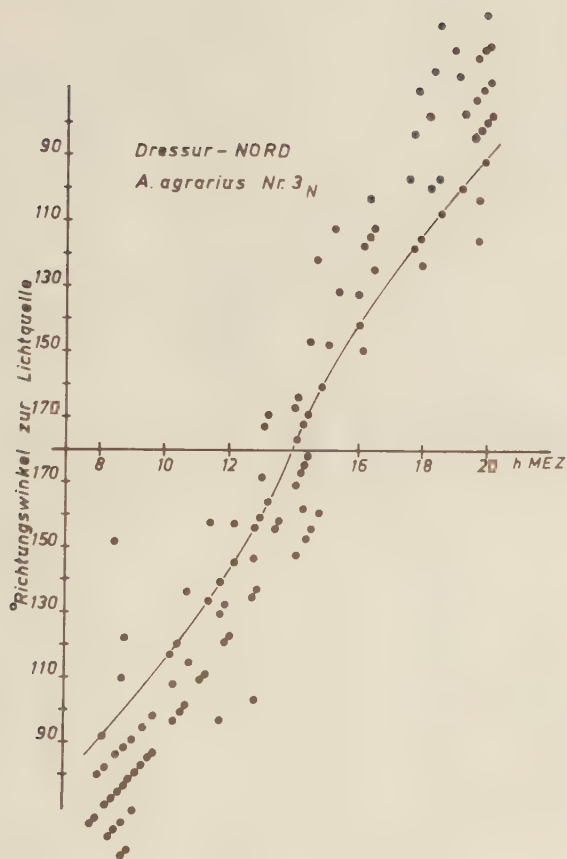


Abb.5 Kompaß-Orientierung einer ausschließlich am Vormittag auf NORD dressierten Maus. Jeder Punkt bezeichnet eine Wahl. Auf der Abzisse sind die Tageszeiten aufgetragen, die Ordinate gibt die Richtungswinkel zur Lichtquelle an. Die ausgezogene Linie stellt die Sonnen-Azimet-Kurve für Göttingen dar, bezogen auf den 21. März.

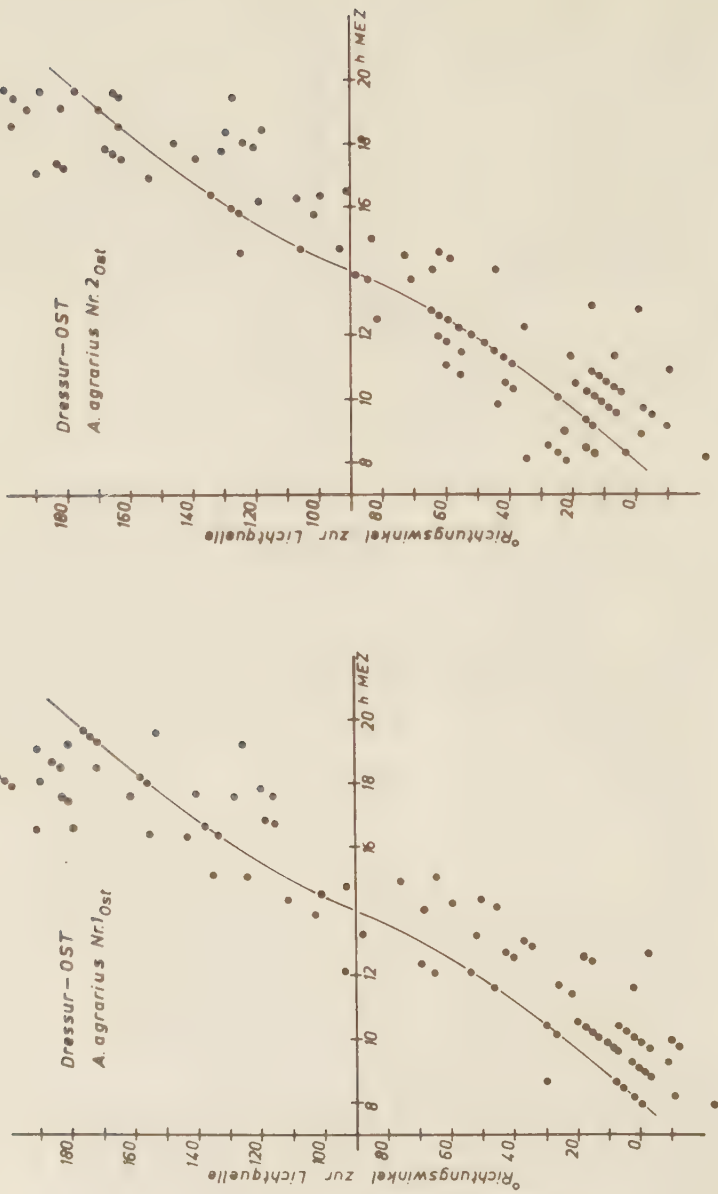


Abb. 6a Kompaß-Orientierung von zu verschiedenen Tageszeiten auf OST dressierten Mäusen. Jeder Punkt bezeichnet eine Wahl. Auf der Abzisse sind die Tageszeiten, auf der Ordinate die dazugehörigen Richtungswinkel zur Lichtquelle abgetragen. Die ausgezogene Kurve stellt den Gang des Sonnen-Azimuths dar.

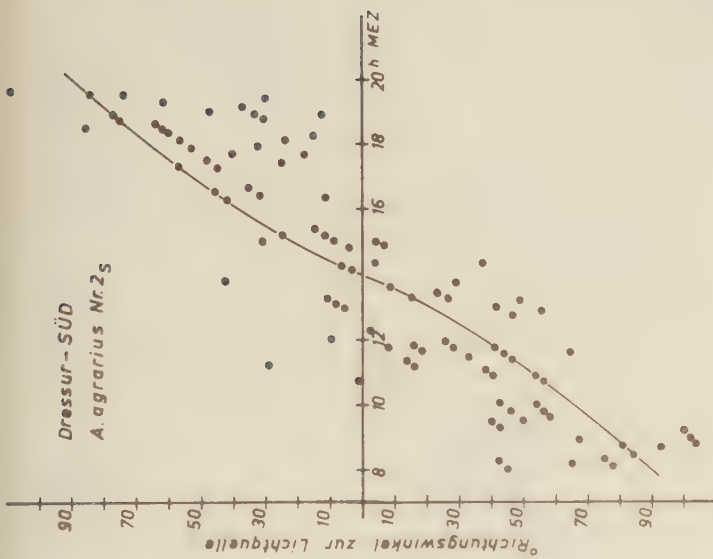
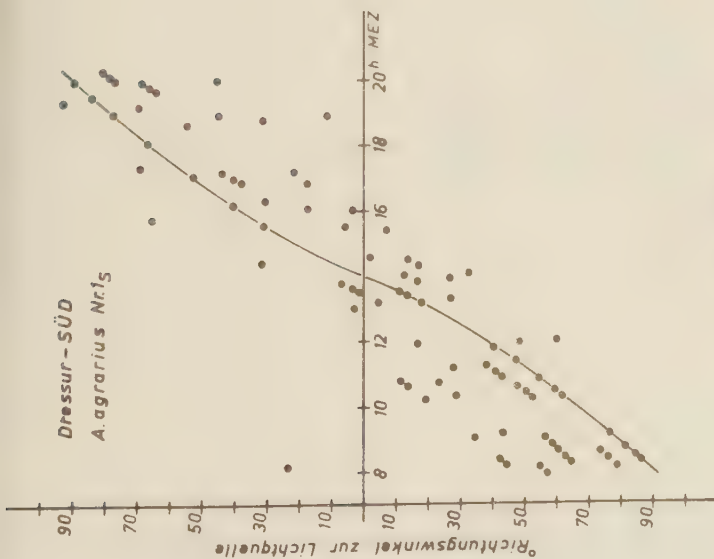


Abb. 6b Kompaß-Orientierung von 21 verschiedenen Tageszeiten auf SÜD dressierten Mäusen. Jeder Punkt bezeichnet eine Wahl. Auf der Abzisse sind die Tageszeiten, auf der Ordinate die dazugehörigen Richtungswinkel zur Lichtquelle abgetragen. Die ausgezogene Kurve stellt die Sonnen-Azimet-Kurve dar.

Dressur-NORD
Aagrarius Nr1_N

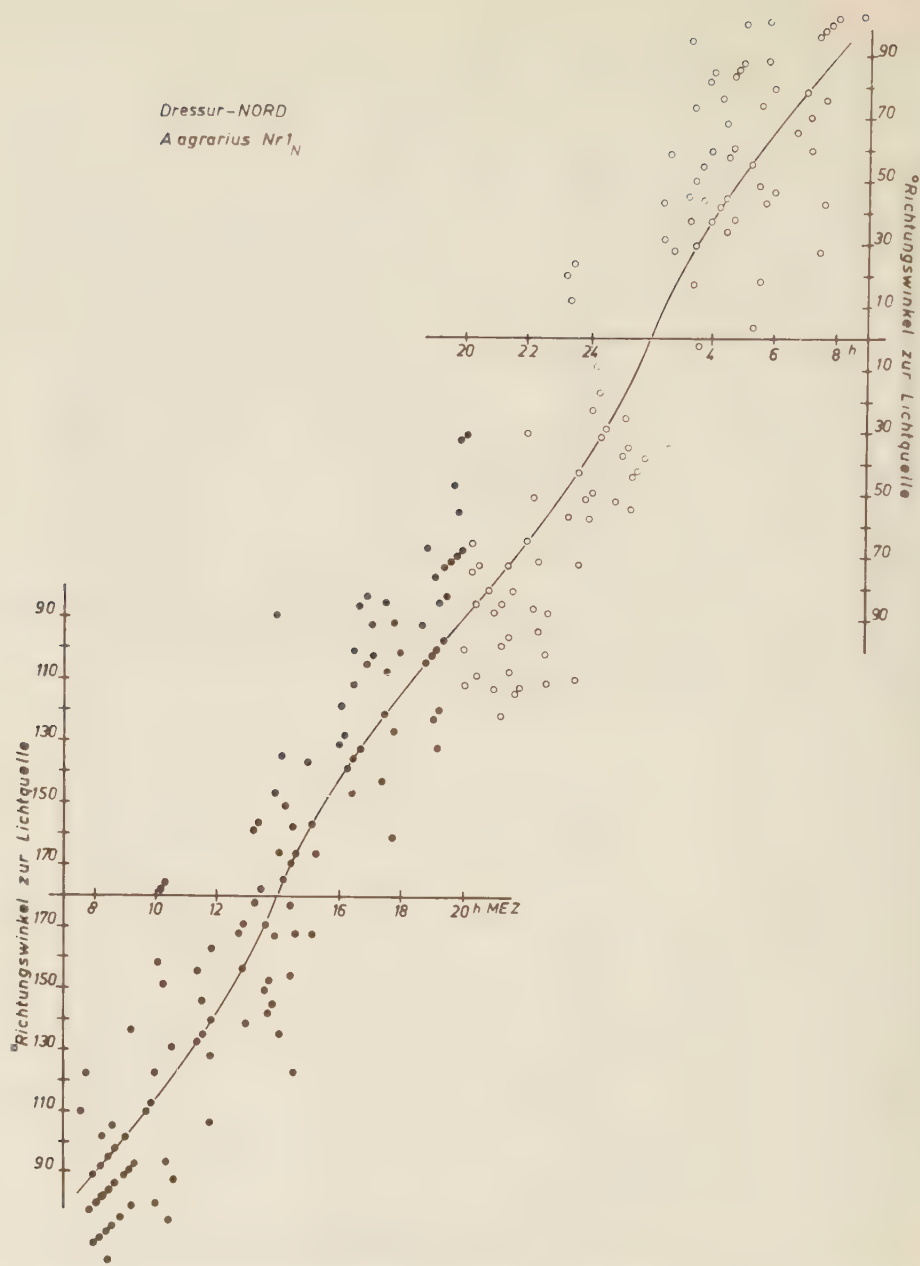


Abb.7a Kompaß-Orientierung am Tage u. zur Nachtzeit: NORD-Test
schwarze Kreise: Test in der Hellphase, Dressur allein vormittags;
offene Kreise: Test in der physiologischen Nacht der Tiere,
auffrischende Dressuren über gesamte Tagphase streuend.

Dressur-NORD
A. agrarius Nr. 2_N

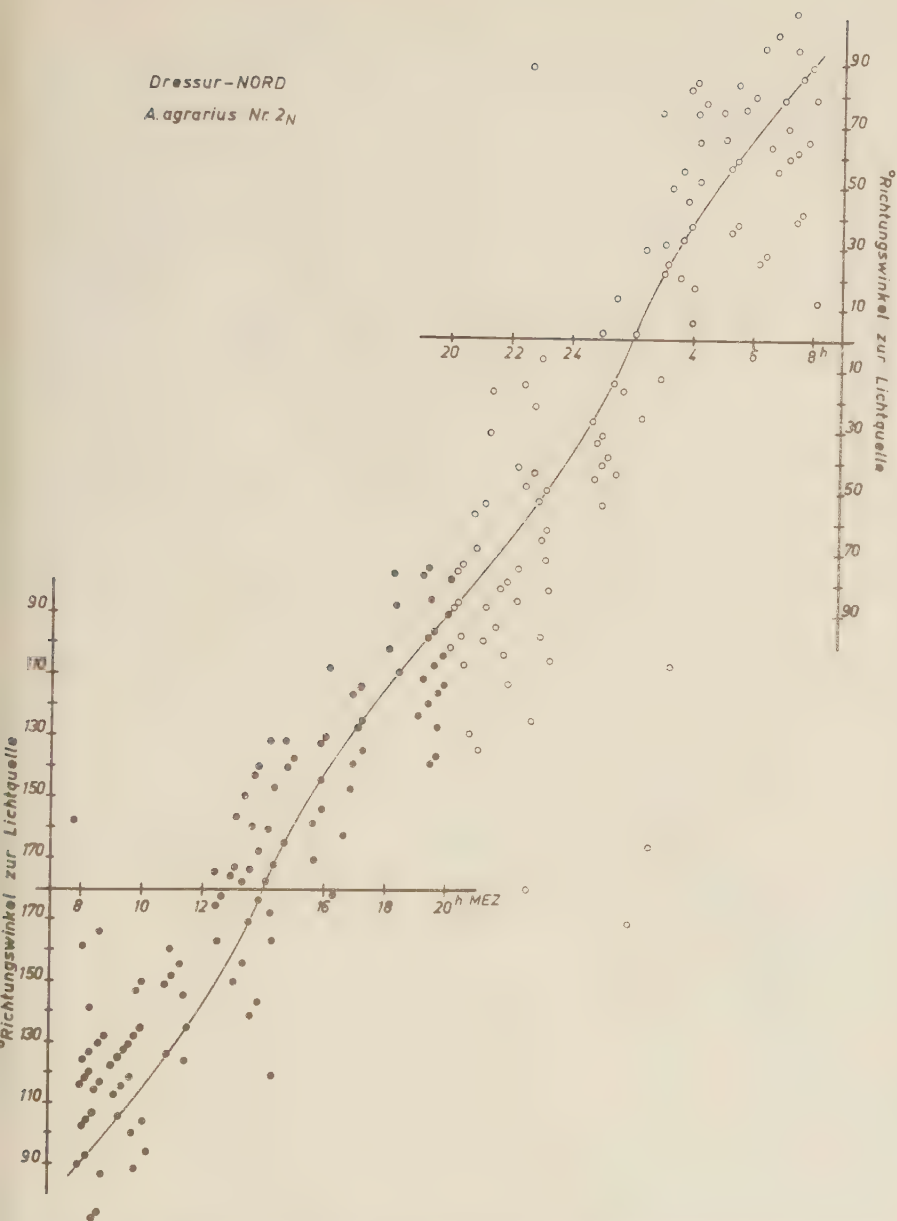


Abb. 7b Kompaß-Orientierung am Tage u. zur Nachtzeit: NORD-Test
 schwarze Kreise: Test in der Hellphase, Dressur allein vormittags;
 offene Kreise: Test in der physiologischen Nacht der Tiere,
 auffrischende Dressuren über die gesamte Tagphase streuend.

Dressur - NORD
A. agrarius Nr. 4_N

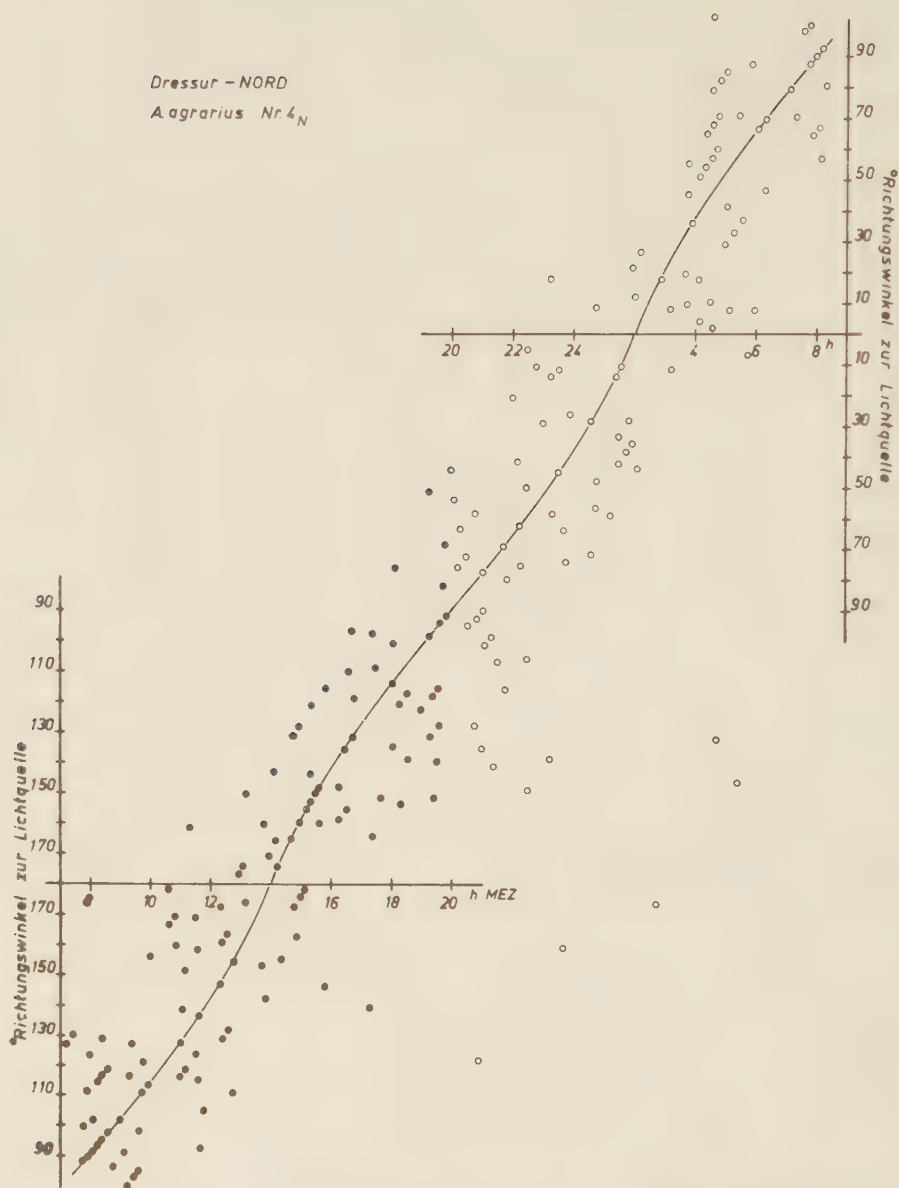


Abb. 7c Kompaß-Orientierung am Tage u. zur Nachtzeit: NORD-Test
 schwarze Kreise: Test in der Hell-Phase, Dressur nur vormittags;
 offene Kreise: Test in der physiologischen Nacht der Tiere,
 auffrischende Dressuren über die gesamte Tagphase streuend.

Dressur-WEST
A. agrarius Nr1_W

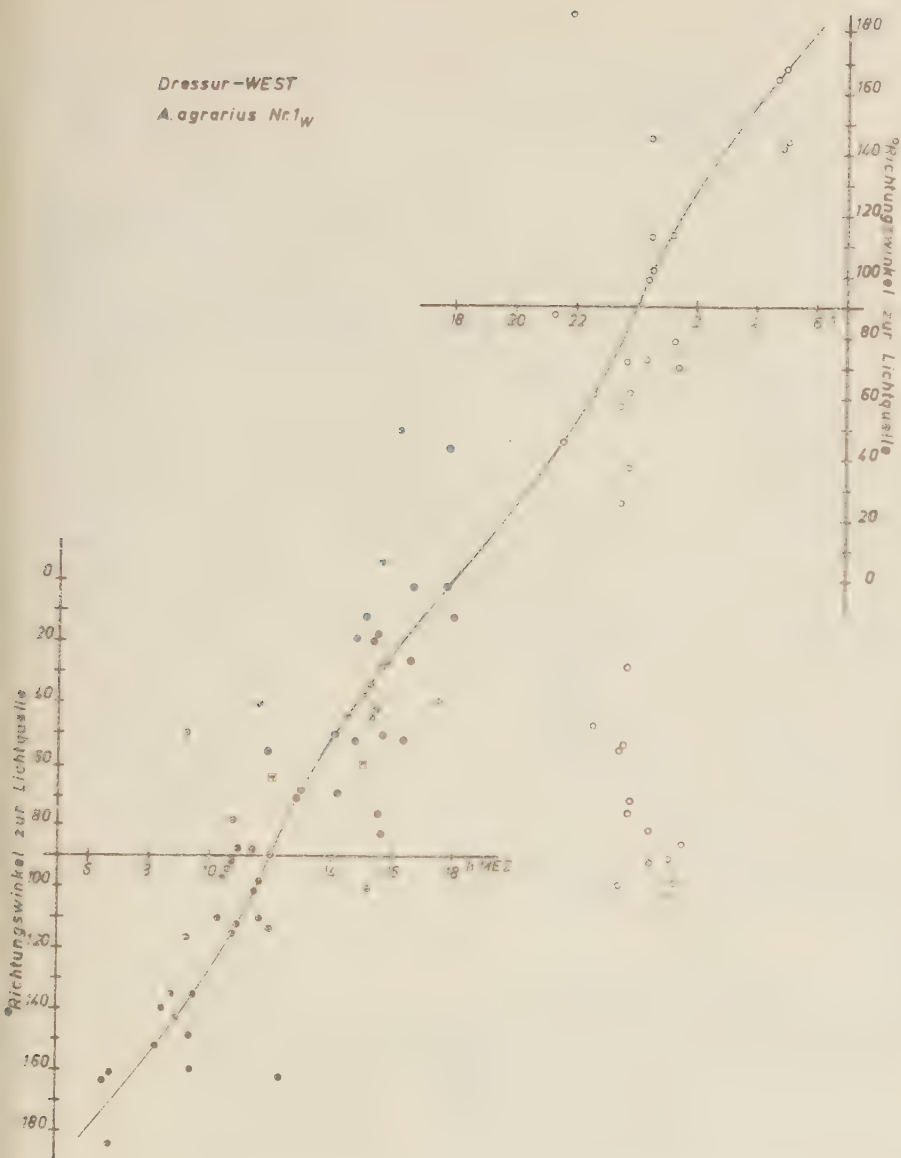


Abb. 8a Kritische Wahlen von auf WEST dressierter Maus:
schwarze Kreise: Test in der Hellphase
offene Kreise: Test in der physiologischen Nacht

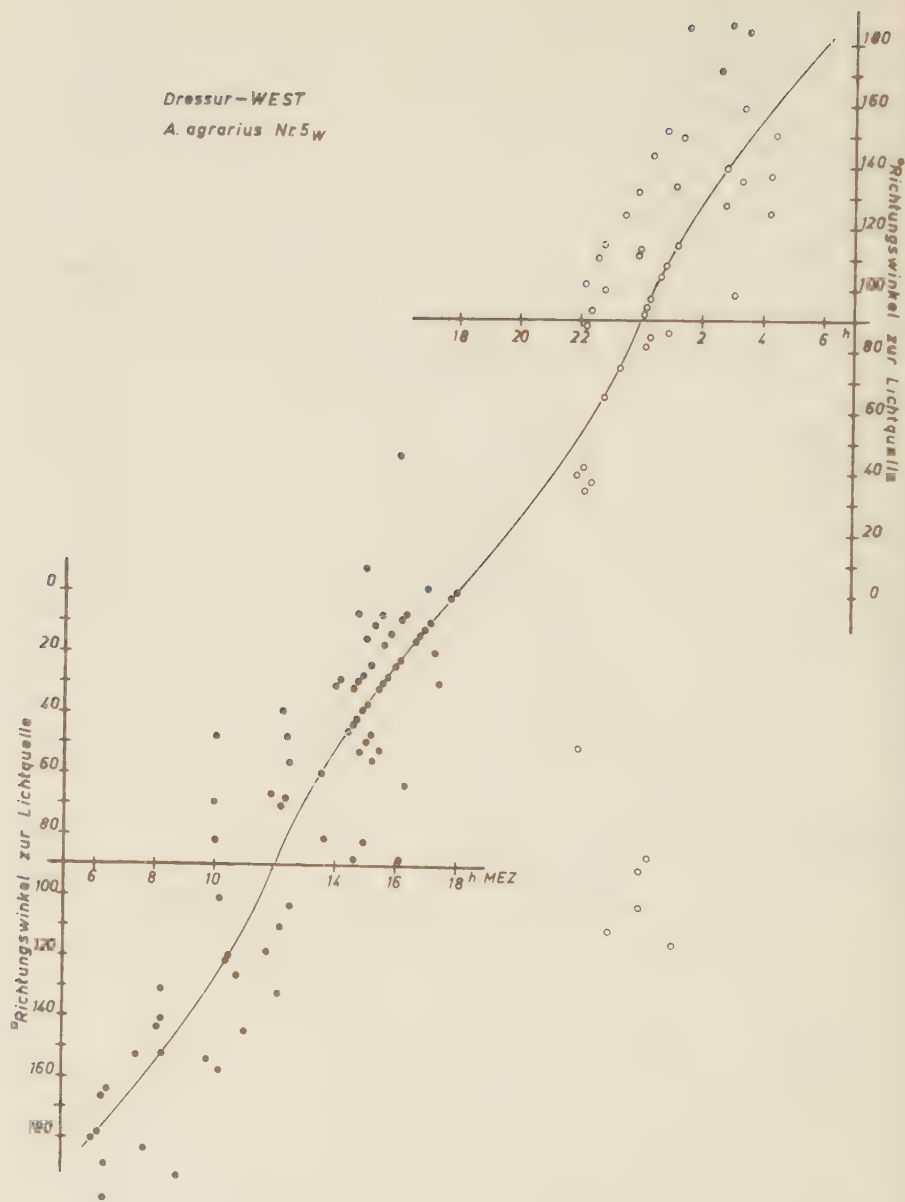


Abb. 8b Kritische Wahlen von einer auf WEST dressierten Maus:
 schwarze Kreise: Test in der Tagphase
 offene Kreise: Test in der physiologischen Nacht



Abb. 9a Verlauf von zwei Umstimmungen in den Inverstag:
(Die zeitlichen Zusammenhänge ergeben sich aus den Datums-Angaben der Tests)

Der Pfeil deutet die Soll-Richtung an; jedes Symbol entspricht einer Richtungswahl.

1. Inversion: Quadrat-Symbol bzw. schwarze Kreise
2. Inversion: offene Kreise

Die Brandmäuse NI u. NII wurden in der ersten Serie nach 3x24 Stunden nach der Umstimmung erstmals geprüft, in der zweiten Serie bereits nach 48 Stunden.

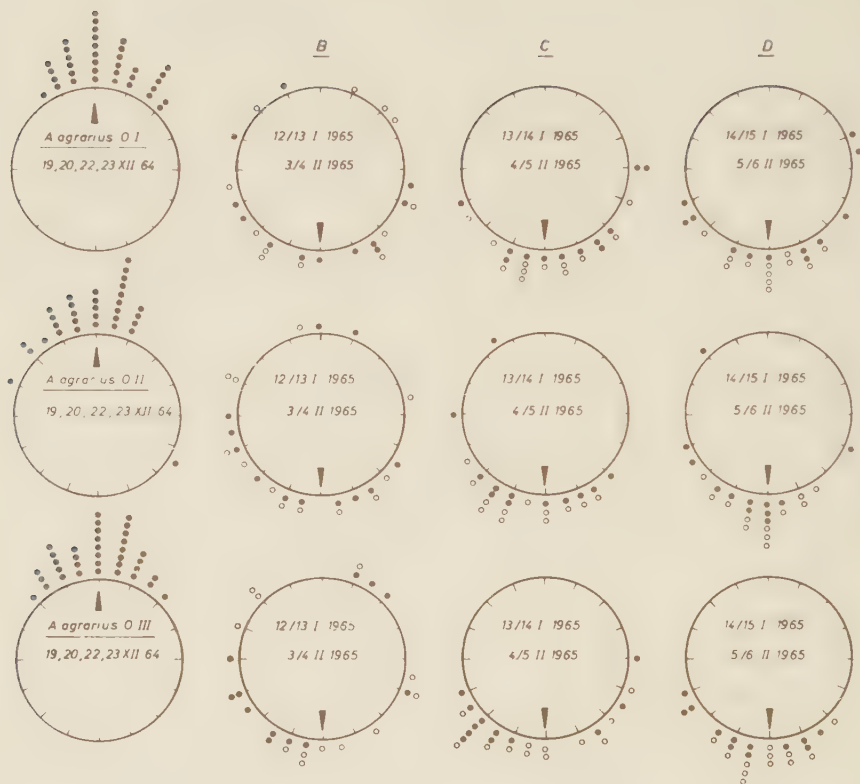


Abb.9b Verlauf von zwei Umstimmungen auf den Inverstag:
(Die zeitlichen Zusammenhänge ergeben sich aus den Datums-
Angaben.) Die Soll-Richtung ist durch einen Pfeil gekenn-
zeichnet, jedes Symbol entspricht einer Richtungswahl.

schwarze Kreise: Test im Normal-Tag u. Tests im Verlauf der
ersten Umstimmungs-Serie

offene Kreise: Tests im Verlauf der zweiten Umstimmungsserie

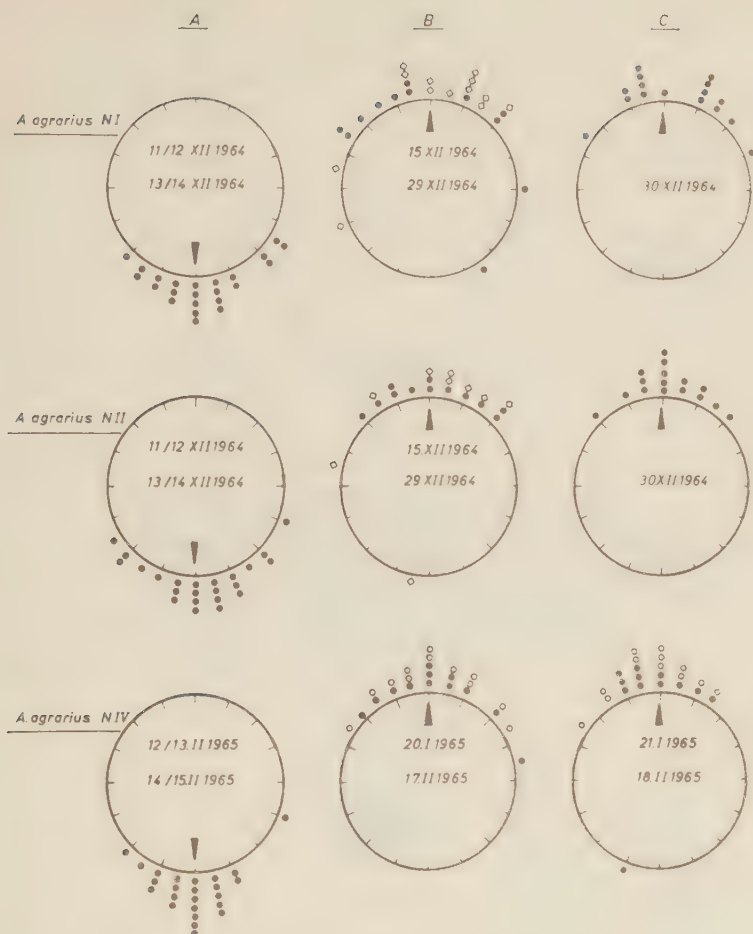


Abb. 10a Verlauf zweier Test-Serien der Rück-Umstimmung
in den Normal-Tag:

A Test nach Dressur-Auffrischung im Inverstag
(schwarze Kreise)

B Test 24 Stunden nach der Rück-Umstimmung

C Test 48 Stunden nach der Rück-Umstimmung

Die Pfeile kennzeichnen die Soll-Richtung.

schwarze Symbole: Rück-Umstimmung Serie I

offene Symbole : Rück-Umstimmung Serie II

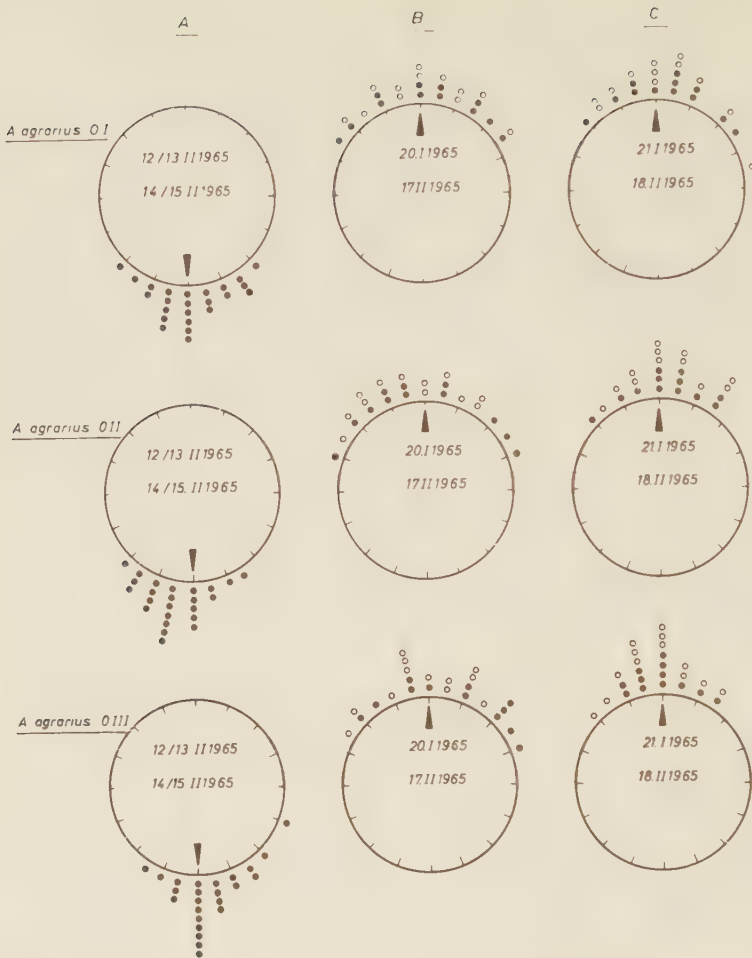


Abb. 10b Verlauf zweier Test-Serien der Rück-Umstimmung
in den Normal-Tag:

- A Test nach Dressur-Auffrischen im Inverstag
(schwarze Kreise)
- B Test 24 Stunden nach der Rück-Umstimmung
- C Test 48 Stunden nach der Rück-Umstimmung

Die Pfeile bezeichnen die Soll-Richtung.

schwarze Symbole: Rück-Umstimmung Serie I

offene Symbole : Rück-Umstimmung Serie II

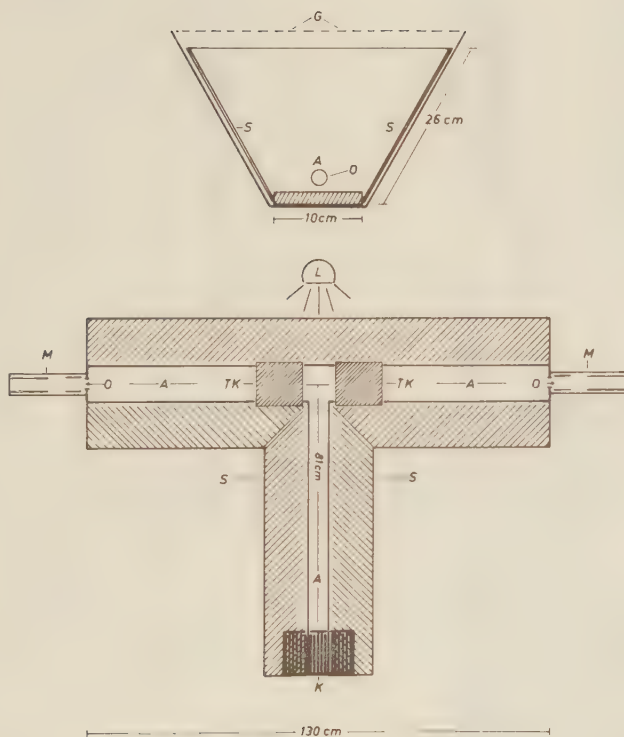


Abb.11 Schema der T-förmigen Versuchsanordnung
(tagesperiodische Änderungen von Dreh-Tendenzen):

oben: Querschnitt durch den Laufgraben

unten: Aufsicht

A Graben (10 bzw. 6,5 cm breit)

G Gaze

K Auflass-Vorrichtung

L Lampe

M Gestell für Transport-Flasche

O Schlupfloch

S geneigte Seitenwände

Tk elektrischer Trittkontakt

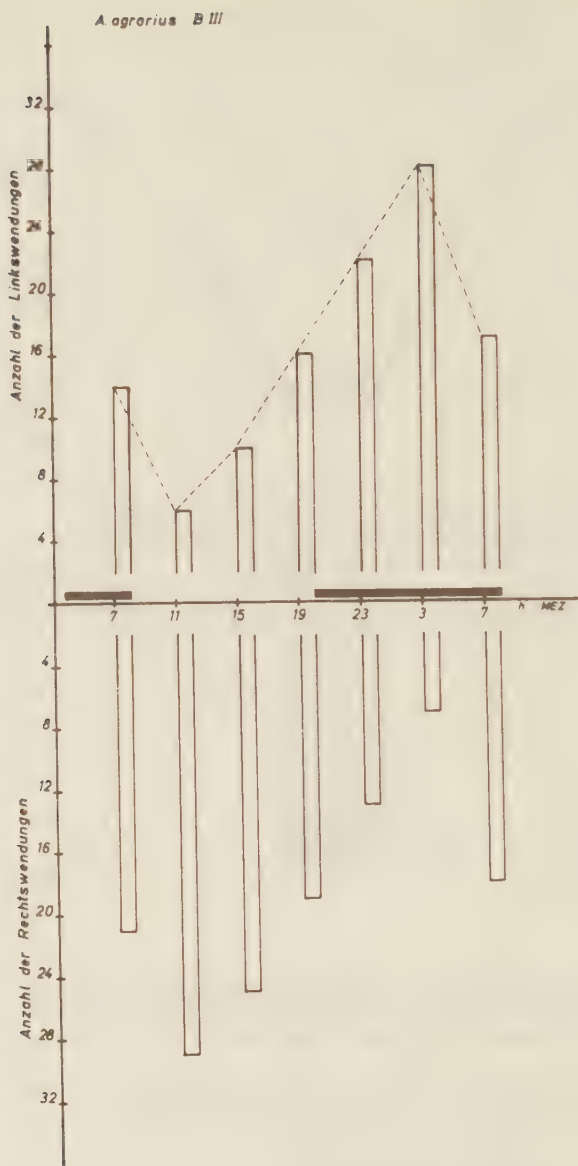


Abb.12 Verteilung der Rechts- u. Linkswendungen innerhalb von 24 Stunden, Brandmaus B III
 Abzisse: Tageszeiten zu denen die Tiere geprüft wurden.
 Ordinate: Anzahl der Links-Wendungen (oben),
 Anzahl der Rechtswendungen (unten)

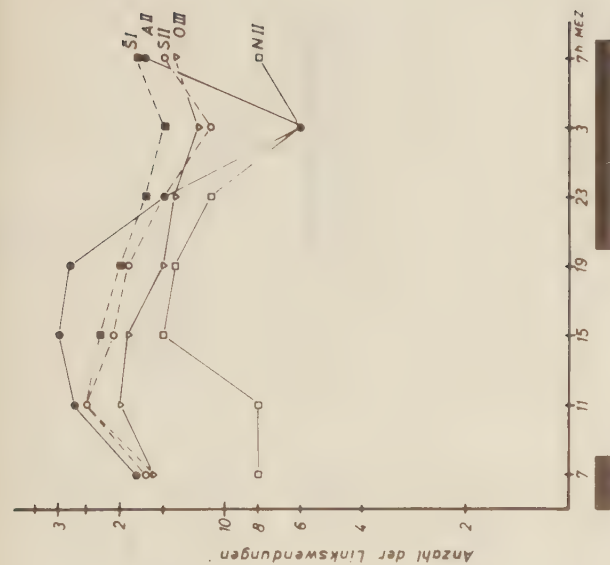
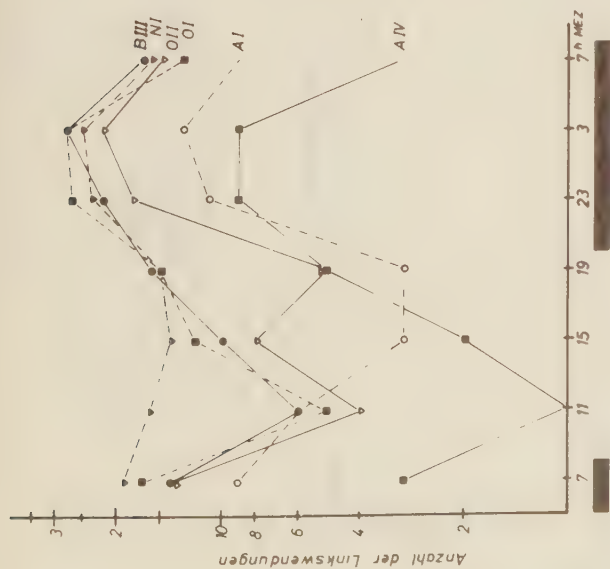


Abb. 13 Tagesperiodische Änderungen von Dreh-Tendenzen

Gegenüberstellung zweier Gruppen:

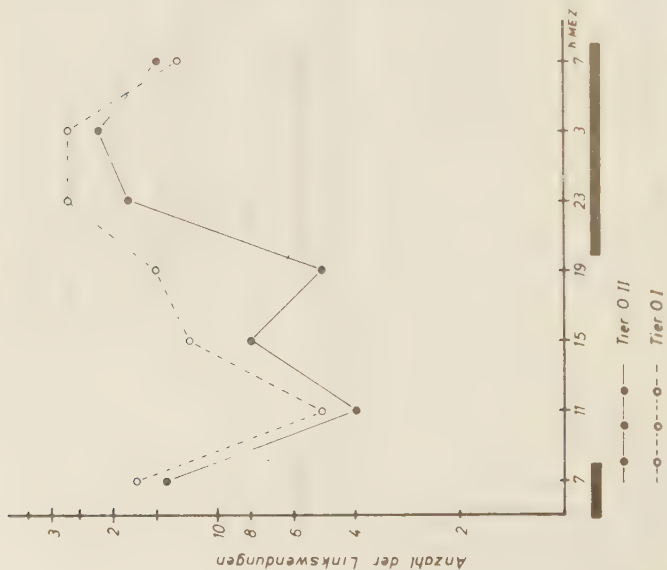
A Die Anzahl der Linkswendungen erreicht ein Maximum in der Dunkel-Phase.

B Die Anzahl der Linkswendungen erreicht ein Maximum in der Hell-Phase.

Abzisse: Tageszeiten in Vier-Stunden-Intervallen (MEZ).

Ordinate: Anzahl der Linkswendungen.

A



B

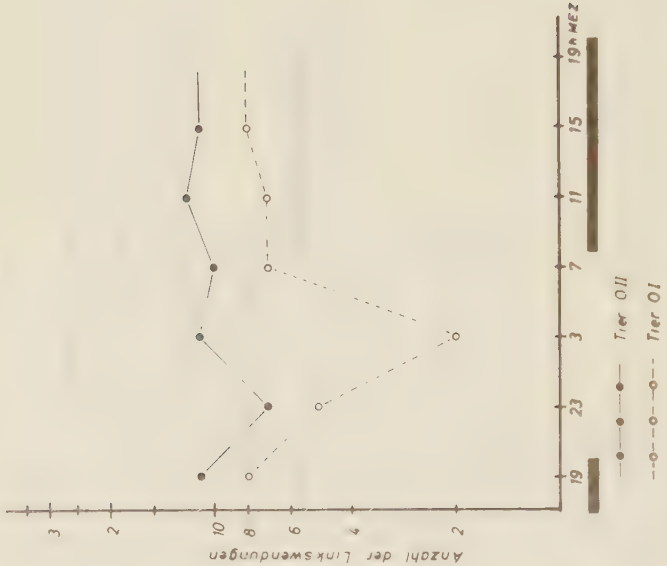


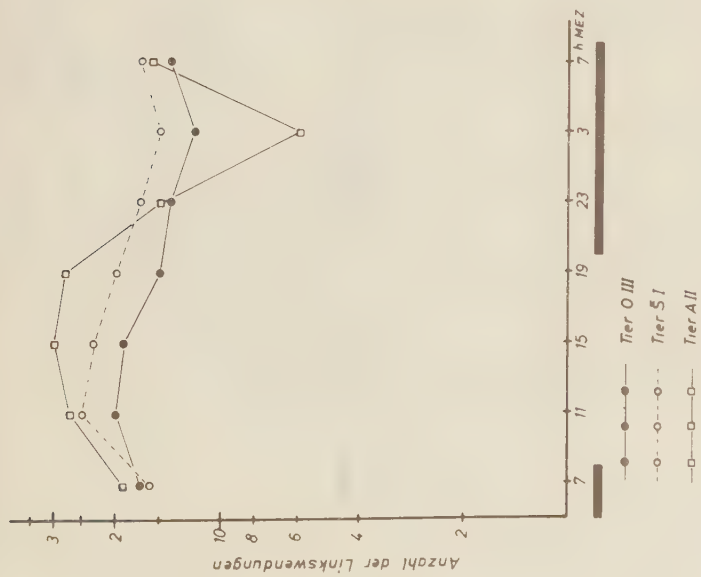
Abb. 14a Gegenüberstellung der Ergebnisse im Normaltag (A)

u. im Invertstag (B) der Brandmäuse O I u. O II.

Abzisse : Tageszeiten in Vier-Stunden-Intervallen

Ordinate : Anzahl der Linkswendungen

A.



B.

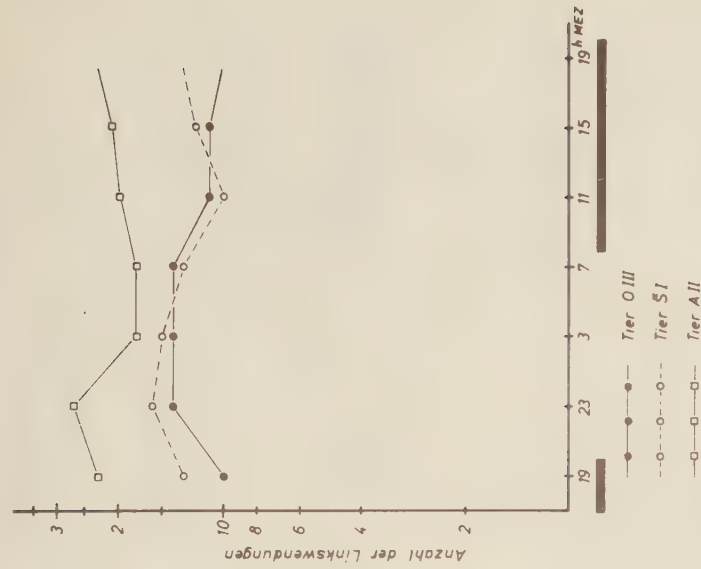


Abb. 14b Gegenüberstellung der Ergebnisse aus Normaltags- (A) u. aus Inverttags-Bedingungen (B) der Mäuse O III, S I u. A II.
 Abzisse : Tageszeiten in Vier-Stunden-Intervallen
 Ordinate : Anzahl der Linkswendungen

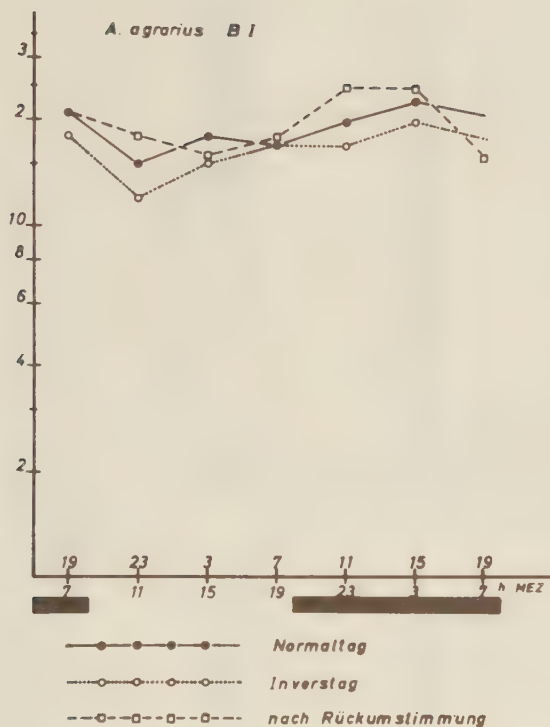


Abb.15b Tagesperiodische Änderungen der Links-Bevorzugung im Normal-Tag, unter Inverstags-Bedingungen u. nach Rück-Umstimmung:

Abzisse: Tageszeiten in Vier-Stunden-Intervallen für Normal-Tag u. für Inverstag.

Ordinate: Anzahl der Linkswendungen.

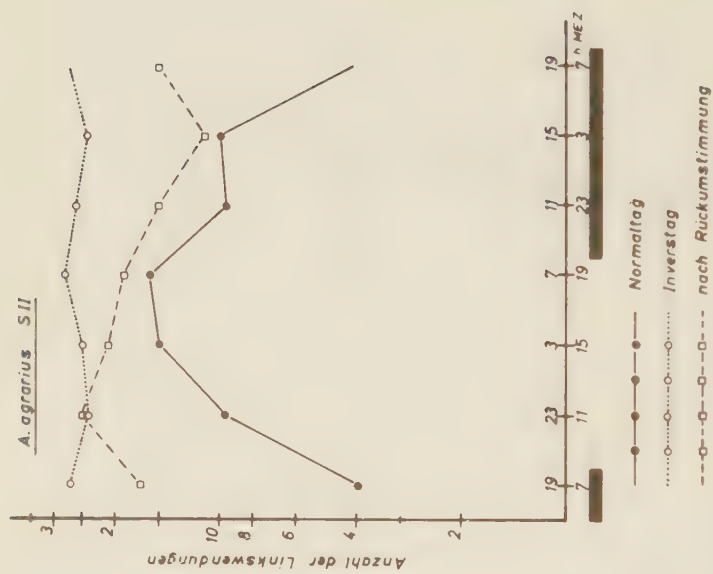
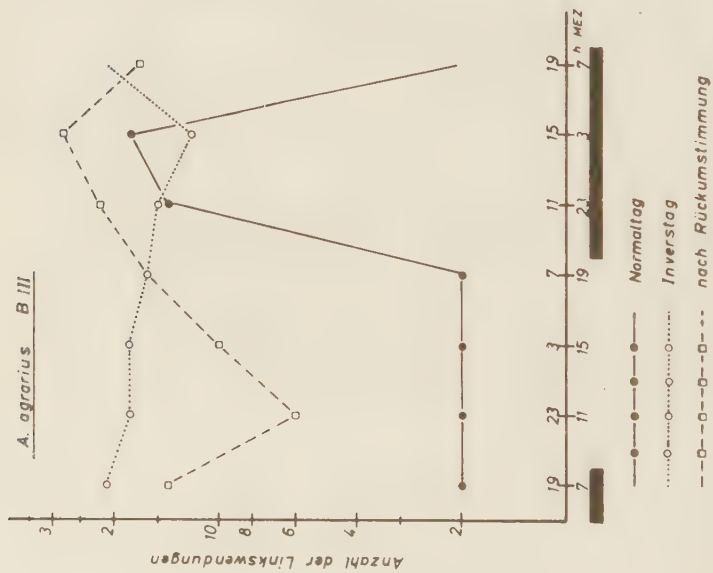
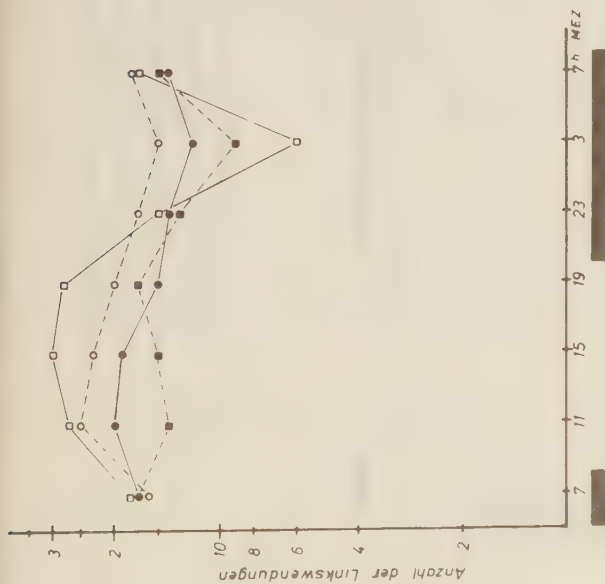


Abb. 15c Tagesperiodische Änderungen der Links-Bevorzugung im Normal-Tag, unter Inverstag-Bedingungen u. nach Rück-Umstimmung:

Abzisse : Tageszeiten in Vier-Stunden-Intervallen für Normaltag u. für Inverstag.

Ordinate: Anzahl der Linkswendungen.

NORMALTAG



DAUERDUNKEL

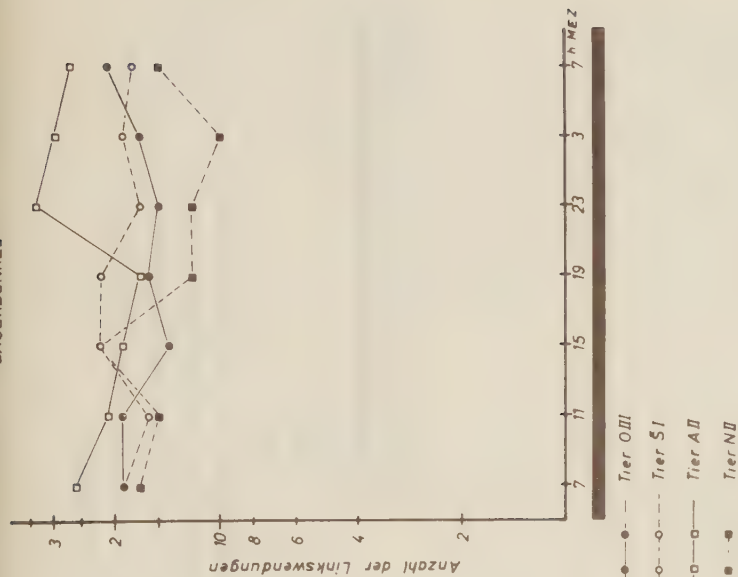


Abb. 16a Tagesperiodische Änderungen von Dreh-Tendenzen (Links-Wendungen): Gegenüberstellung der Ergebnisse aus den Normal-Tags-Bedingungen u. denen aus dem Dauer-Dunkel.
 Abzisse : Tageszeiten (MEZ) in Vier-Stunden-Intervallen.
 Ordinate : Anzahl der Links-Wendungen.

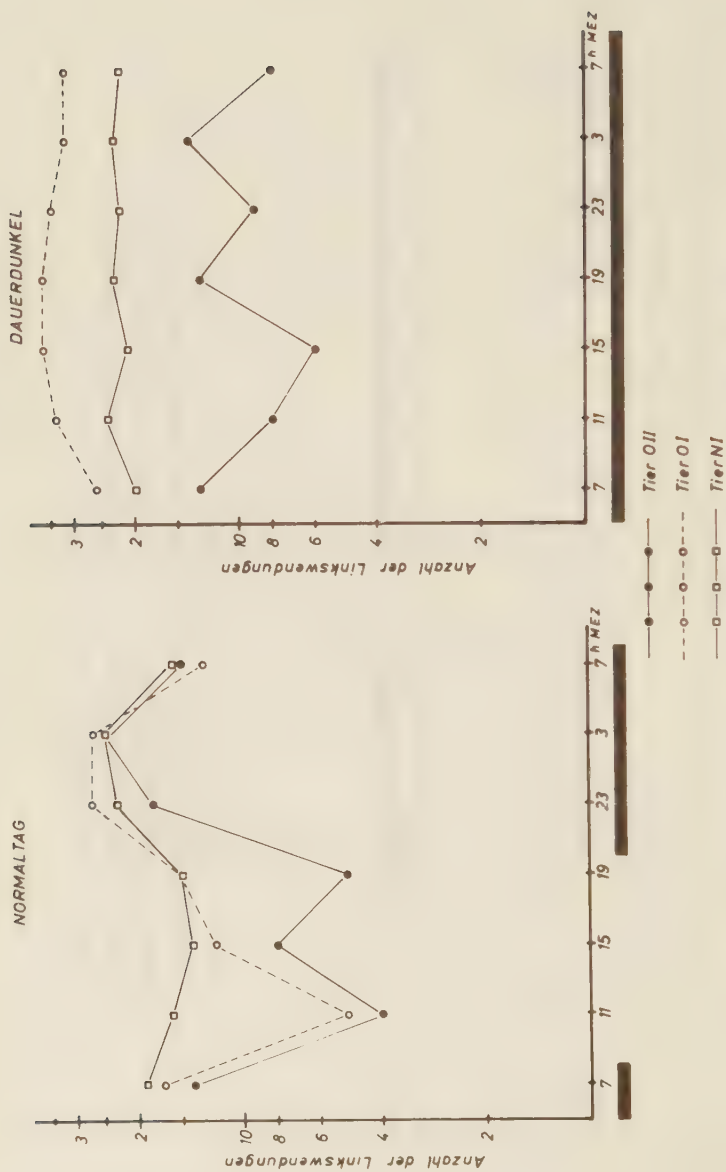


Abb. 16b Tagesperiodische Änderungen von Dreh-Tendenzen (Links-Wendungen): Gegenüberstellung der Ergebnisse aus dem Normal-Tag mit denen aus Dauer-Dunkel-Bedingungen. Abszisse : Tageszeiten (MEZ) in Vier-Stunden-Intervallen. Ordinate : Anzahl der Links-Wendungen.

Lebenslauf:

Am 5. April 1934 wurde ich, Wolfhard L ü t e r s als Sohn des Lehrers Karl Lüters und dessen Ehefrau Margarete, geborene Linnewedel in Celle geboren. Meine Eltern wohnten damals in Langlingen, Kreis Celle.

Im Herbst desselben Jahres ließ sich mein Vater nach Rethmar, Kreis Burgdorf versetzen. Dort trat ich im April 1940 in die Volksschule ein. Im Sommer 1944 bestand ich die Aufnahmeprüfung für die Oberschule für Jungen in Lehrte, die ich bis zum Juli 1950 - mit einer zeitweiligen Unterbrechung als Folge der Verhältnisse der Nachkriegsjahre - besuchte. Mein Vater verstarb im März 1948.

Im Juli 1950 verzog meine Familie nach Celle, wo ich bis zur Reifeprüfung im März 1955 im mathematisch-naturwissenschaftlichen Zweig der Hermann-Billing-Schule unterrichtet wurde.

Im Sommer-Semester 1955 begann ich in Tübingen mein Studium in den Fächern Biologie, Chemie, Geographie und Sport. Dort absolvierte ich zwei Großpraktika in Botanik. Für das Sommer-Semester 1957 schrieb ich mich an der Universität in Innsbruck ein. Vom Winter-Semester 1957 an studiere ich in Göttingen, wo ich in Chemie und in Zoologie für je zwei Semester am Großpraktikum teilnahm.

Im November 1962 legte ich beim Wissenschaftlichen Prüfungsamt für das Lehramt an höheren Schulen des Landes Niedersachsen in Göttingen die Prüfungen in Philosophie und in Erziehungswissenschaften ab.

Göttingen, den 12. Mai 1966

Wolfhard Lüters

Bönecke - Druck - Clausthal - Zellerfeld Postfach 29